

Série A, N° 647
N° d'ordre 1387

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ÉRASTE POYARKOFF

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOLOGIQUES SUR LA MÉTAMORPHOSE
D'UN COLÉOPTÈRE (LA GALÉRUQUE DE L'ORME).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 2^e Juin 1910, devant la Commission d'examen.

MM. HAUG *Président.*

CAULLERY }
MATRUCHOT... } *Examineurs.*

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1910

Tous droits réservés.

Série A, N° 647
N° d'ordre 1387

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ÉRASTE POYARKOFF

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOLOGIQUES SUR LA MÉTAMORPHOSE
D'UN COLÉOPTÈRE (LA GALÉRUQUE DE L'ORME).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *28* Juin 1910, devant la Commission d'examen.



MM. HAUG *Président.*
CAULLERY } *Examineurs.*
MATRUCHOT... }

MASSON ET C^e, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1910

Tous droits réservés.

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen : P. APPELL, Professeur..... Mécanique rationnelle.

Doyen honoraire : G. DARBOUX, Professeur. Géométrie supérieure.

Professeurs honoraires : { L. TROOST.
CH. WOLF.
J. RIBAN.

<i>Professeurs :</i>	LIPPMANN.....	Physique.
	BOUTY.....	Physique.
	BOUSSINESQ.....	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD.....	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ.....	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Y. DELAGE.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	G. BONNIER.....	Botanique.
	DASTRE.....	Physiologie.
	KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
	VELAIN.....	Géographie physique.
	GOUSAT.....	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	CHATIN.....	Histologie.
	HALLER.....	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET.....	Physique —
	WALLERANT.....	Minéralogie.
	ANDOYER.....	Astronomie physique.
	PAINLEVÉ.....	Mathématiques générales.
	HAUG.....	Géologie.
	TANNERY.....	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	HOUSAY.....	Zoologie.
	H. LE CHATELIER....	Chimie.
	G. BERTRAND.....	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale.
	CAULLERY.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie.
	BOREL.....	Théorie des fonctions.
	MARCHIS.....	Aviation.
	J. PERRIN.....	Chimie physique.
<i>Prof. adjoints :</i>	N.....	Application de l'Analyse à la Géométrie.
	N.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	PUISEUX.....	Mécanique et Astronomie.
	LEDUC.....	Physique.
	MATRUHOT.....	Botanique.
	MICHEL.....	Minéralogie.
	G. PRUVOT.....	Anatomie comparée.
	HÉROUARD.....	Zoologie.
	L. BERTRAND.....	Géologie.
	R. PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
	COTTON.....	Physique.

Secrétaire : A. GUILLET.

A MA MÈRE

A MON PÈRE

A MON MAÎTRE

M. CH. PÉREZ

RECHERCHES HISTOLOGIQUES

SUR LA

MÉTAMORPHOSE D'UN COLÉOPTÈRE

(LA GALÉRUQUE DE L'ORME)

Ce travail a été fait au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Bordeaux.

Je dois une profonde reconnaissance à mon Maître, M. le Professeur Ch. Pérez, qui m'a reçu de la façon la plus bienveillante dans son laboratoire. C'est lui qui m'a donné l'idée d'entreprendre ces recherches et il a suivi mon travail de ses conseils et de ses encouragements.

Je remercie M. le Professeur Boutan qui, après le départ de M. Pérez, m'a continué le même bienveillant accueil.

Je remercie cordialement mes amis, MM. Atlasoff, Charrier et Joyet-Lavergne, qui ont revu ma rédaction au point de vue du français.

I

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

Les recherches sur la métamorphose des Coléoptères sont très peu nombreuses. Sans citer l'ancien travail de **Ganin** (16), nous n'avons à ce sujet que les mémoires de **Rengel** (96) et de **Deegener** (00-04) sur les transformations du tube digestif de *Tenebrio*, d'*Hydrophilus* et de *Cybister*; une étude de **Berlese** (01) sur les transformations des muscles de l'*Aphodius terrestris* et du corps gras chez plusieurs espèces de coléoptères; un mémoire de **Breed** (03) sur la métamorphose des muscles de *Thymalus marginicollis*, et un petit article de **Karawaiew** (99) dans lequel l'auteur a résumé les résultats de son travail inachevé sur la métamorphose de l'*Anobium paniceum*. Les travaux de **Berlese** et de **Breed** pouvant paraître sujets à caution à la suite du travail de **Pérez** (10), on voit que ce qui est connu avec certitude dans la métamorphose des Coléoptères ce sont seulement les transformations du tube digestif d'un très petit nombre d'espèces. J'indiquerai encore, comme ayant quelques rapports avec la question de la métamorphose de l'intestin moyen des Coléoptères le travail de **Frenzel** (86) sur le remplacement des cellules épithéliales de l'intestin moyen, le mémoire de **Möbusz** (97) sur la mue épithéliale de l'intestin moyen chez les larves d'*Anthrenus* et le travail de **Rengel** (98) sur le rejet périodique de l'épithélium moyen chez *Hydrophilus*, *Hydrous* et *Hydrobius*.

A la suite des travaux de **Korotneff** (92), de **Rengel** (96), de **Karawaiew** (98), de **Terre** (94), de **Berlese** (00-01), de **Kellog** (01), de **Vaney** (02), de **Breed** (03), de **Anglas** (04), une tendance est apparue à penser que, suivant les espèces, la phagocytose

peut jouer ou non un rôle dans la métamorphose des Insectes; Giard (00) et Henneguy (04) ont nettement exprimé cette opinion en affirmant que la phagocytose est une modification cœnogénétique acquise seulement par les Insectes les plus spécialisés; ainsi l'opinion tendait à s'établir que chez les Holométaboles inférieurs, et en particulier chez les Coléoptères, la phagocytose ne jouerait aucun rôle dans la crise nymphale; il y avait intérêt à examiner de près cette question.

J'ai pris comme objet de mes recherches une Chrysomélide très commune, la Galéruque de l'Orme, qui fait souvent des ravages importants. La Galéruque de l'Orme (*Galeruca* auct., *Galerucella* Crotch; *G. luteola* Müller, *G. Xanthomelaena* Schrank, *G. californiensis* Fabr., *G. cratægi* BACH JOHANN), passe l'hiver à l'état d'ïmago; à Bordeaux, l'ïmago fait son apparition au printemps, au mois d'avril; la ponte se fait quelques semaines plus tard; les larves commencent à attaquer les feuilles de l'Orme au mois de mai; elles se tiennent à la face inférieure des feuilles, fixées à leur extrémité postérieure à l'aide d'une gouttelette visqueuse; très probablement les pattes et les mandibules contribuent également à maintenir les larves. La larve croît assez vite et atteint bientôt sa taille limite (8-10 mm.); elle tombe, ou descend elle-même sur le sol et se cherche un refuge; elle devient ensuite immobile et se courbe sur sa face ventrale; elle mue dans 2-4 jours, et devient nymphe. L'ïmago éclôt dans 8-9 jours.

La biologie de la Galéruque de l'Orme n'est pas complètement éclaircie. D'après Valéry Mayet (06), il y a deux générations par an; les larves de la première génération font leurs ravages au Sud de la France pendant les mois de mai-juin; celles de la seconde génération, pendant les mois d'août-septembre. D'après Riley (81), il y a par an trois générations de la Galéruque à Washington et deux à New-Jersey.

D'après Ménégauz (01), la Galéruque de l'Orme ne présenterait dans nos pays qu'une seule génération par an. Il est d'accord sur ce point avec Dawell et Eppelsheim, en désaccord avec Heeger. Ménégauz invoque en outre comme argument en faveur de son opinion ce fait que dans les testicules des

imagos il se trouverait pendant l'été beaucoup de graisse jaune, et que par conséquent un repos hivernal serait nécessaire pour la maturation des produits sexuels. D'après mes observations, les testicules de la Galéruque, même chez la larve, ne renferment jamais de cellules adipeuses; les testicules de la Galéruque, comme ceux d'autres insectes contiennent seulement des éléments mâles et des cellules de Verson.

Mes propres observations me font penser que la Galéruque de l'Orme présente deux générations par an, au moins aux environs de Bordeaux. J'ai observé, en 1909, des larves de tailles diverses pendant les mois de mai-septembre. Les imagos fixées au mois d'août m'ont montré soit des ovules, soit des spermatozoïdes complètement mûrs. J'ai observé d'ailleurs au mois d'août de nombreuses pontes de la Galéruque. Les imagos issues de la 2^e génération passent l'hiver, pour pondre au printemps suivant.

Anatomie sommaire de la larve.

Comme les larves d'autres Chrysomélides, la larve de la Galéruque de l'Orme se rattache par sa configuration au type éruciforme. Elle est cylindrique, assez longue. Son corps comprend une tête, 3 segments thoraciques et 9 segments abdominaux. Tous les segments sont égaux entre eux, sauf le segment anal qui est plus petit que les autres.

La tête porte des *appendices buccaux* ordinaires et une paire d'*ocelles*. Les trois segments suivants possèdent chacun une paire de courtes *pattes* formées de 3 articles mobiles et d'un très petit article basal immobile.

Les téguments se composent d'une *cuticule* pigmentée par endroits de noir, et d'une assise cellulaire sous-jacente qui est l'hypoderme.

Le tube digestif se divise en trois parties : l'intestin antérieur, moyen et postérieur. L'intestin antérieur est très court (fig. 1); il est formé d'un *œsophage* étroit qui après avoir dépassé les ganglions cérébroïdes se renfle en une sorte de *jabot* globuleux. L'*intestin moyen* est un tube cylindrique très long qui forme une boucle sur son parcours; il s'étend d'abord depuis le jabot

jusqu'à l'extrémité postérieure du corps, remonte en avant jusqu'au segment métathoracique et redescend ensuite en arrière jusqu'au 6^e segment abdominal, où il aboutit à l'intestin postérieur. La limite de ces deux portions du tube digestif n'est pas visible extérieurement. L'*intestin postérieur* s'étend depuis le 6^e segment abdominal jusqu'à l'anus en décrivant une petite boucle. Il se divise d'après la structure de ses parois en 4 portions, dont la 1^{re} comprend la première branche descendante de la boucle; la branche ascendante constitue la 2^e portion; la 2^e branche descendante constitue la 3^e et la 4^e portion; la limite entre ces deux portions est visible extérieurement parce que la 3^e portion se renfle peu à peu d'avant en arrière et ensuite se rétrécit brusquement pour se continuer avec la 4^e portion. Un petit cæcum se détache de la 2^e portion de l'intestin postérieur. C'est au fond de ce cæcum que débouchent les 4 tubes de Malpighi. Ils remontent à partir de ce point vers l'avant du corps jusque dans le segment prothoracique, redescendent en arrière et s'appliquent enfin sur la troisième portion de l'intestin postérieur, se ramifient beaucoup et l'entourent complètement d'un manchon continu. Ce sont eux qui déterminent le renflement apparent de cette portion de l'intestin postérieur.

Deux *glandes salivaires* débouchent dans l'atrium buccal latéralement de chaque côté de la bouche; ce sont des tubes longs et cylindriques qui s'étendent jusque dans le 3^e segment thoracique.

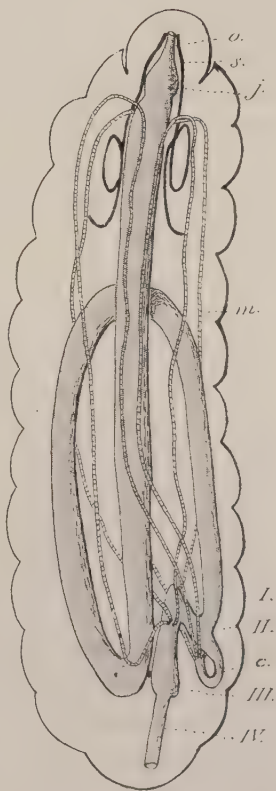


Fig. 1. — Schéma de l'appareil digestif de la larve : o. œsophage; s. glandes salivaires; j. jabot; m. tubes de Malpighi; I, II, III, IV, 4 portions de l'intestin postérieur; c. cæcum, $\times 12$.

Le sang coloré en jaune renferme les différents éléments de la cavité générale (p. 9). Les *cellules adipeuses* agglomérées en cordons remplissent une grande partie de la cavité générale. Les *œnocytes* sont disséminés uniformément dans la cavité générale de tout le corps, sauf la tête; ils sont accolés contre les groupes des cellules grasses.

Le *vaisseau dorsal* s'étend depuis l'extrémité postérieure du corps jusqu'à la paroi frontale de la tête. Les *cellules péri-cardiales* l'accompagnent sur tout son parcours dans les 12 segments postérieurs.

Les *muscles* sont très nombreux; chaque segment abdominal en a près de 200.

Des principaux *troncs trachéens*, partant des stigmates, se ramifient et distribuent l'air dans toutes les parties de l'organisme. Il y a 8 paires de *stigmates* sur les 8 premiers segments abdominaux et une paire sur le segment mésothoracique. Le métathorax possède aussi une paire de stigmates, mais ils sont très étroits; les troncs qui en partent sont aussi étroits, leur intima très mince ne possède aucun épaissement spiral; les cellules de la matrice sont moins aplaties que celles des troncs fonctionnels. Ces troncs métathoraciques aboutissent à des troncs trachéens qui dépendent fonctionnellement de stigmates voisins, ils ne deviendront larges et fonctionnels que chez l'imago. Un organe ainsi constitué nous donne une indication sur le processus par lequel dans la phylogénie un organe tout d'abord fonctionnel chez la larve se réduit ensuite à un disque imaginal indifférencié.

Le *système nerveux* comprend une paire de ganglions cérébroïdes, et une chaîne nerveuse ventrale formée de 12 paires de ganglions, dont la 1^{re} paire constitue les ganglions sous-œsophagiens. Pour terminer cette anatomie sommaire de la larve, je mentionnerai encore les *disques imaginaires des antennes, des ailes et des organes génitaux*.

Grands traits de la métamorphose.

La larve la plus jeune mesure 1 mm., 25; la larve âgée mesure 7-9 millimètres. Avant d'atteindre ces dimensions, la

larve mue plusieurs fois, le nombre de ces mues doit être voisin de 7. Au moment de la mue l'ancienne cuticule larvaire se fend dans la partie antérieure du corps sur la ligne médiane dorsale. La cuticule de la larve à peine muée n'est nullement pigmentée et la larve présente la coloration jaune de son sang. Le pigment se dépose ensuite peu à peu et c'est seulement au bout de quelques jours que la larve atteint le maximum de sa pigmentation; il me semble même probable que le pigment se dépose dans la cuticule de la larve d'une façon continue pendant toute la période entre deux mues consécutives.

Le début de la métamorphose est aussi difficile à définir qu'à saisir. Les différents phénomènes de la métamorphose débutent à des moments différents. Le phénomène le plus précoce : augmentation du nombre des cellules de la valvule œsophagienne, se produit chez la larve âgée qui mange encore. La larve cesse enfin de manger et se cherche un refuge. Vers ce moment débutent, par exemple, le rejet des boules cytoplasmiques par les cellules des poils, l'histolyse des muscles thoraciques et la destruction phagocytaire des cellules épithéliales de l'intestin moyen par les cellules de remplacement.

Les mouvements de la larve se ralentissent de plus en plus. Elle s'immobilise enfin et se courbe sur sa face ventrale. Mais ce moment n'est pas précis. Par un choc on peut réveiller la larve qui se met alors à ramper lentement. Les muscles des pattes sont déjà en histolyse, les cellules grasses se multiplient par mitose.

La larve s'immobilise enfin complètement et elle reste ainsi immobile, courbée sur sa face ventrale pendant 2-4 jours. De nombreux processus s'accomplissent pendant la période (destruction des glandes salivaires, de l'adducteur de la mandibule, etc.). La larve mue enfin, la cuticule larvaire se fend dans la région antérieure sur la ligne médiane dorsale et la nymphe apparaît. Elle a déjà les contours de l'imago, le thorax et l'abdomen sont individualisés, ils ont la même configuration chez la nymphe que chez l'imago; les antennes et les pattes ont acquis leur taille définitive; les ailes ont à peu près $1/2-1/3$ de leurs dimensions définitives. La cuticule nymphale est

dépourvue de pigment comme celle des larves à peines muées; la nymphe présente par conséquent une coloration jaune; elle est complètement immobile. L'imago éclôt dans 8-9 jours si la température du milieu ambiant est voisine de 15°, dans 6-7 jours si elle est de 25°.

Je me suis proposé dans ces recherches d'étudier le plus grand nombre possible des transformations qui se passent pendant la métamorphose. En effet l'étude des transformations d'un tissu se lie à celle de l'autre. Ainsi l'étude de l'hypoderme est très utile pour apprécier convenablement les changements subis par l'intestin antérieur et postérieur; les transformations du corps gras sont en relation avec les processus les plus différents qui s'accomplissent dans d'autres tissus, etc. J'ai étudié les transformations de tous les tissus de la Galéruque sauf le système nerveux, qui n'est pas étudiable sur les préparations ordinaires, et sauf le cœur et les trachées, dont les changements délicats et compliqués nécessitent une étude spéciale.

Je serais très bref sur l'historique. On peut trouver facilement dans la plupart des travaux récents toutes les indications nécessaires relativement à l'historique et à la bibliographie de la question de la métamorphose des insectes.

La récolte des larves ne présente aucune difficulté; comme la larve se cherche préalablement un refuge sur le sol pour se transformer en nymphe, il est nécessaire pour avoir un grand nombre de nymphes de récolter des larves âgées et de les élever ensuite au laboratoire sous une cloche.

Comme fixateurs j'ai employé le picroformol alcoolique de Bouin, le liquide de Zenker et le liquide de Flemming. Sauf ce dernier cas, j'ai tué préalablement l'animal par la chaleur de 60-70° centigrades; j'ai incisé ses téguments avant de le mettre dans le fixateur. Comme colorants, j'ai employé l'hémalun, l'hématoxyline ferrique et l'éosine.

II

ÉLÉMENTS DE LA CAVITÉ GÉNÉRALE

Avant d'aborder l'étude des transformations nymphales, un préliminaire indispensable est de bien connaître les divers éléments du liquide cœlomique. Dans la cavité générale de la larve de la Galéruque on peut distinguer, en outre des cellules grasses, des cellules péricardiales et des œnocytes, les éléments suivants :

- I. Cellules à sphérules (leucocytes);
- II. Phagocytes (leucocytes);
- III. Leucocytes jeunes;
- IV. Cellules séléniformes;
- V. Myoblastes des disques imaginaires;
- VI. Cellules œnocytoïdes;

Chez la Galéruque il y a deux catégories de leucocytes : les cellules à sphérules et les phagocytes.

I. Les CELLULES A SPHÉRULES¹ sont sphériques, mesurent 5-8 μ de diamètre, elles sont plus petites que les phagocytes.

Le cytoplasma de ces globules blancs peut servir d'exemple de la structure alvéolaire du protoplasma (fig. 2). Le noyau de la cellule à sphérules est entouré d'un certain nombre (5-8) d'alvéoles; ces alvéoles sont entourées à leur tour par d'autres alvéoles périphériques; souvent ces vacuoles périphériques

1. Dans ma note (09) j'ai désigné ces éléments comme lymphocytes; **Hollande** (09) a attribué ensuite ce terme à une autre catégorie d'éléments de la cavité générale. Je pense qu'il vaut mieux ne pas employer dans l'étude du sang des Coléoptères ce mot, qui a déjà donné lieu à des malentendus. J'adopte pour désigner cette catégorie spéciale de leucocytes l'expression de **Hollande** : « cellules à sphérules »; quant à ses lymphocytes, je les appellerai œnocytoïdes.

manquent d'un côté de la cellule à sphérules. Les granulations chromatiques de son noyau ne sont pas nettement individualisées; elles sont empâtées dans un réseau très chromatique (fig. 2 et 6). Souvent ces granulations sont complètement indistinctes et la chromatine du noyau se présente sous forme d'un réseau hexagonal.

Chez la larve âgée les cellules à sphérules sont extrêmement nombreuses; les phagocytes sont au contraire plutôt rares et ils sont difficiles à trouver. Chez la jeune imago les cellules à sphérules sont bien moins nombreuses; la quantité des phagocytes

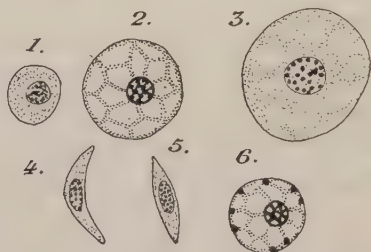


Fig. 2. — Éléments de la cavité générale : 1. jeune leucocyte; 2. cellule à sphérules; 3. phagocyte; 4. cellule séléniforme; 5. myoblaste; 6. cellule à sphérules pendant la formation des sphérules. $\times 1600$.

augmente pendant la nymphose et il est difficile de dire quelle catégorie prédomine numériquement à l'éclosion de l'imago.

Les cellules à sphérules peuvent se déplacer par mouvements amœboïdes comme les phagocytes; mais elles n'englobent jamais rien. Elles ne se multiplient pas par mitose, quelquefois leur noyau s'étrangle à son milieu et se divise ensuite en deux; je n'ai pas constaté si cette division directe des noyaux est suivie de celle du cytoplasma.

Le rôle des cellules à sphérules est problématique; chez la nymphe elles forment dans leur cytoplasma un nombre variable de granulations (sphérules) jaunâtres, réfringentes, qu'elles rejettent ensuite dans le liquide sanguin (fig. 2, 6); ces sphérules s'accumulent sous la basale de l'hypoderme ou tout autour de différents éléments de la cavité générale; enfin elles disparaissent. Chez les jeunes larves à peine muées, dont la cuticule n'est pas encore pigmentée, les cellules à sphérules élaborent de même un nombre considérable de ces produits.

Pendant la nymphose les cellules à sphérules pénètrent en nombre extraordinaire dans l'hypoderme; souvent elles sont accumulées dans les espaces intercellulaires hypodermiques à un tel point qu'elles deviennent polygonales par compression mutuelle. Là comme ailleurs elles sécrètent et rejettent leurs sphérules réfringentes; leur noyau devient ensuite plus petit, le réseau chromatique devient plus compact; les cellules à sphérules sont enfin phagocytées¹.

Je ne peux pas dire si une partie des cellules à sphérules repassent de l'hypoderme dans la cavité générale, ou si toutes les cellules qui ont pénétré dans l'hypoderme dégènèrent là. Les cellules à sphérules pénètrent encore pendant la nymphose en grand nombre dans la cavité des pattes et des ailes. Le plus souvent elles sont disséminées uniformément dans la cavité générale entre les cellules grasses, mais quelquefois il se forme entre les cellules grasses des espaces considérables qui sont occupés exclusivement par les cellules à sphérules.

Le nombre de ces cellules se réduit beaucoup pendant la nymphose; elles sont englobées soit par les phagocytes (fig. 14, s), soit par les cellules grasses (fig. 52, I). Un peu avant la formation de la cuticule nymphale un grand nombre de cellules à sphérules traversent l'épithélium de l'hypoderme et de l'intestin antérieur; elles sont ensuite rejetées avec la cuticule larvaire.

Les cellules à sphérules sont très peu nombreuses chez les femelles mûres.

II. Les PHAGOCYTES se distinguent des cellules à sphérules par leur taille plus grande (fig. 2, 3), par leur cytoplasma vacuolaire plus abondant et surtout par ce fait que la chromatine se présente sous forme de granulations distinctes. Hollande (09)

1. Hollande a trouvé que, chez quelques Coléoptères (*Coccinella septempunctata* L., *C. bipunctata* L., *Mysis oblongoguttata* L., *Epilachna chrysomela* F., *Lochmæa crataegi* Forst., *Galeruca monticola* Ksw., *Lampyrus noctiluca* L.), le sang renferme toujours des sphérules, soit libres, soit contenues à l'intérieur des cellules à sphérules. Chez la Galéruque de l'Orme, la production des sphérules a lieu pendant la nymphose et pendant la vie larvaire; au début de la métamorphose le sang de la Galéruque est exempt de ces produits. D'après Hollande, les noyaux des cellules à sphérules se présentent, après le rejet des sphérules, « à l'état nu et libres de tout cytoplasma ». Cela me paraît peu probable; je n'ai jamais vu de noyaux nus des cellules à sphérules; par contre au moment de leur phagocytose leurs noyaux sont encore entourés de cytoplasma (fig. 14, s).

dit que les phagocytes des espèces de Coléoptères étudiées par lui sont fusiformes, pointus à leurs deux extrémités. Chez la Galéruque de l'Orme, les phagocytes sont sphériques s'ils sont au repos; ils ont une forme variable s'ils se déplacent, mais ils ne sont jamais fusiformes. Tant que je sache, il en est de même pour les phagocytes de tous les animaux étudiés à ce point de vue. Les phagocytes sont peu nombreux chez la larve de *Galerucella luteola*, leur nombre augmente pendant la métamorphose.

Les phagocytes ont pour rôle essentiel d'englober et de digérer les différents éléments larvaires qui ne persistent pas chez l'imago, et nous aurons souvent l'occasion d'en parler.

Pendant la nymphose il se forme dans le cytoplasma des phagocytes des granulations réfringentes d'un brun foncé; les phagocytes continuent cependant d'englober différents éléments. Ces granulations brun foncé sont très nombreuses chez la jeune imago, et il n'est pas rare de trouver chez elle des phagocytes qui en sont complètement bourrés; l'idée la plus naturelle est de considérer ces granulations comme le résidu non digéré des inclusions englobées; mais je ne peux fournir aucune preuve concluante en faveur de cette supposition. Au contraire, chez les jeunes larves à peine muées, j'ai constaté de ces mêmes inclusions assez nombreuses à l'intérieur des phagocytes. La phagocytose se produit sûrement pendant les mues larvaires (les anciennes glandes hypodermiques, les cellules grasses, et les noyaux musculaires dégénérés doivent être englobés par les phagocytes); mais cette phagocytose ne me semble pas assez énergique pour donner lieu à la production si considérable de ces granulations, si on les considère comme le résidu non digéré.

Certains rares phagocytes renferment deux noyaux qui ont dû se former par division directe; je n'ai pas vu si la division du cytoplasma se produit ensuite. Au contraire, même les phagocytes différenciés sont capables de se multiplier par mitose; la figure 3, 2, montre un phagocyte dont le cytoplasma reste vacuolaire à la périphérie et qui renferme une inclusion.

III. LES JEUNES LEUCOCYTES sont de petites cellules (4-5 μ , fig. 2, 1) arrondies, à protoplasma homogène, éosinophile; le noyau est

globuleux, la chromatine est en forme de grains. Les jeunes leucocytes se multiplient par mitose.

Chez la larve âgée, ils sont surtout nombreux à l'extrémité postérieure du corps où ils se groupent autour des cellules grasses; ils sont rares ailleurs, et il faut considérer l'extrémité postérieure du corps de la larve comme lieu de production des leucocytes.

On peut trouver tous les passages de jeunes leucocytes aussi bien vers les phagocytes que vers les cellules à sphérules¹.

Les jeunes leucocytes se réduisent en nombre chez l'imago âgée, comme les phagocytes et les cellules à sphérules.

IV. Les CELLULES SÉLÉNIFORMES sont des cellules allongées courbées le plus souvent en forme de croissant; le noyau est ovale, allongé (fig. 2, 4). La chromatine est en forme de grains. Ces cellules sont disséminées à peu près partout chez la larve âgée. Elles disparaissent pendant la nymphose. Elles constituent probablement une catégorie spéciale d'éléments jeunes.

V. Les MYOBLASTES IMAGINAUX sont de petites cellules fusiformes à noyau chromatique (fig. 2, 5); chez la larve ils sont accumulés sous l'hypoderme des disques imaginaux des antennes et organes génitaux; ils donneront plus tard les muscles de ces organes.

VI. Les CELLULES ŒNOCYTOÏDES (lymphocytes de **Hollande**) sont des cellules régulièrement sphériques qui mesurent 10-12 μ de diamètre et qui sont disséminées partout dans la cavité générale. Leur protoplasma homogène éosinophile rappelle beaucoup celui des œnocytes et c'est pour cette raison que je les appelle œnocytoïdes. Leur noyau occupe souvent une position excentrique, il est sphérique et pauvre en chromatine; les granulations chromatiques se trouvent surtout à la périphérie du noyau (fig. 3, 4). Ces cellules restent toujours à peu près sphériques et

1. D'après **Hollande** (09), la cellule à sphérule dérive d'un phagocyte; au début de cette transformation, cette cellule possède un pouvoir phagocytaire qui va en diminuant de plus en plus pour disparaître complètement, lorsque son cytoplasma est entièrement rempli de sphérules. D'après mes observations, les cellules à sphérules même dépourvues complètement de sphérules ne sont jamais phagocytes. Je n'ai rencontré aucun fait qui m'aurait permis de croire que les cellules à sphérules dérivent de phagocytes; je crois plutôt que ce sont là deux catégories histologiques nettement distinctes qui se différencient aux dépens de jeunes leucocytes et qui ne peuvent pas se transformer l'une dans l'autre.

émettent rarement des pseudopodes. L'origine et la fonction de ces éléments particuliers sont complètement inconnues. Pendant la nymphose, ces éléments sont englobés par les phagocytes; ils conservent encore leur aspect normal pendant le premier moment de leur englobement (fig. 3, 1). Leur destruction est surtout active à un certain moment chez une larve âgée encore

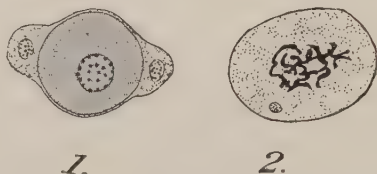


Fig. 3. — 1. cellule cenocytoïde englobée par deux phagocytes. $\times 1100$; 2. phagocyte en karyokinèse. $\times 1600$.

droite. Mais tous les cenocytoïdes ne sont pas détruits à la fois, et durant toute la nymphose on en trouve, par-ci par-là, un ou plusieurs qui sont englobés par un, par deux, ou par trois phagocytes.

Ils sont très rares chez la jeune imago, ils manquent complètement à l'imago âgée. Il est intéressant ainsi de constater que la larve de la Galéruque de l'Orme possède un élément spécial de la cavité générale qui manque à l'imago.

III

HYPODERME

L'hypoderme de la Galéruque comprend cinq sortes d'éléments : 1) les cellules hypodermiques proprement dites, 2) les cellules des disques imaginaux, 3) les cellules tendineuses des insertions musculaires, 4) les cellules des poils, 5) les cellules glandulaires.

I. *Les cellules hypodermiques* proprement dites ont partout chez la larve âgée à peu près la même forme et la même structure : ce sont des cellules très aplaties (fig. 8, 1), à contours irrégulièrement polygonaux en coupe tangentielle. Leur cytoplasma homogène présente rarement de petites vacuoles. Le noyau est ovale, à grand axe parallèle à la surface du corps; il mesure 4-5 μ . La chromatine se présente sous forme de petites granulations, qui sont toutes presque de la même taille. La basale est nette.

C'est dans l'hypoderme que se passe un des premiers phénomènes de la métamorphose. Dans certaines régions du corps des larves âgées encore actives (pattes, appendices buccaux, différents points de la tête, du thorax), les cellules hypodermiques s'allongent perpendiculairement à la surface du corps et deviennent cylindriques; leur noyau s'arrondit; certaines d'entre elles se divisent par karyokinèse. Pour cela le corps de la cellule se détache de la basale, et forme une masse globuleuse immédiatement au-dessous de la cuticule; la karyokinèse se produit; la plaque équatoriale est généralement perpendiculaire à la surface du corps; mais sa direction peut être oblique ou même parallèle à cette surface.

En même temps ce simple phénomène de prolifération se complique par un processus assez particulier. A leur état normal les noyaux des cellules hypodermiques ne renferment que des granulations de mêmes dimensions. Vers ce moment on voit apparaître dans le noyau de certaines cellules une granulation plus grosse (fig. 4, 3), qui est séparée des autres granulations par un intervalle plus grand que celles-ci ne le sont entre elles, comme si cette granulation était formée aux dépens de plusieurs granulations ordinaires. Le phénomène est d'ailleurs difficile à suivre à cause de la petitesse des éléments. Ensuite cette gra-

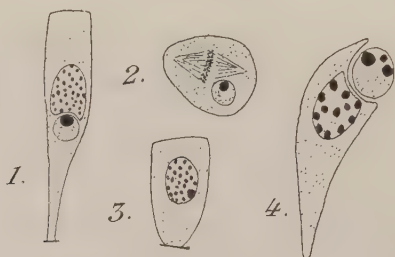


Fig. 4. — 1. cellule hypodermique après la formation d'une boule autotomique; 2. cellule hypodermique en karyokinèse, elle renferme une boule autotomique; 3. formation dans le noyau d'une cellule hypodermique d'une grosse granulation chromatique qui sera rejetée dans le cytoplasme; 4. karyolise d'une cellule hypodermique. $\times 1450$.

nulation chromatique est expulsée dans le cytoplasme vers la base de la cellule. Là elle s'entoure immédiatement par une portion de protoplasma plus chromatique que le reste du cytoplasma de la cellule. Le tout forme une boule logée au moment de sa formation dans une échancrure du noyau (fig. 4, 1); ensuite cette boule s'éloigne du noyau, se rapproche de la base de la cellule, tandis que le noyau reprend sa forme ordinaire. Cette boule est ensuite rejetée hors de la cellule soit dans la cavité générale (fig. 45), soit le plus souvent dans les espaces intercellulaires qui se forment vers ce moment, par suite de l'allongement de plus en plus grand des cellules. Ces boules seront englobées par les phagocytes tantôt dans la cavité générale sous la basale, tantôt dans l'hypoderme où les phagocytes pénètrent d'une manière assez fréquente mais généralement sporadique (fig. 5).

La forme de ces éléments rejetés est toujours sphérique,

mais leurs dimensions sont variables. Une même boule peut contenir 2-3 granulations chromatiques condensées qui sont le plus souvent sphériques, rarement ovales ou aplaties. La cellule hypodermique rejette encore, outre ces boules renfermant de la chromatine, d'autres boules uniquement cytoplasmiques plus pâles que les précédentes d'ailleurs.

Le protoplasma de ces deux sortes de boules n'est pas identique. Celui des boules contenant de la chromatine est plus chromatique et rappelle le protoplasma des cellules en karyokynèse. Je crois que la chromatine des granulations rejetées



Fig. 5. — Portion de l'hypoderme abdominal d'une nymphe à peine muée. Un phagocyte avec les inclusions se trouve dans les espaces intercellulaires. $\times 1320$.

n'est pas encore très altérée et continue à exercer une influence sur le cytoplasma avoisinant dont une partie s'individualise autour d'elle, comme, à la fin d'une karyokinèse, le cytoplasma se groupe autour de deux masses chromatiques compactes qui viennent de se former. Quant aux boules cytoplasmiques leur mode de formation doit être différent et elles représentent probablement un cytoplasma particulier.

Ce double processus du rejet d'une partie de chromatine entourée d'une enveloppe protoplasmique et d'une partie de cytoplasma est le fait le plus général et le plus caractéristique de la métamorphose de l'hypoderme de la Galéruque. Il se passe pendant toute la durée de la métamorphose, dans toutes les régions du corps. Il est difficile d'apprécier la masse totale des substances ainsi rejetées, mais elle doit être très considérable. Certaines cellules peuvent renfermer encore à leur intérieur 4-5 boules dont le volume total peut représenter un quart

du corps de la cellule. Il est difficile de juger exactement des variations de l'intensité de ce processus suivant les régions, mais on peut dire qu'il est surtout intense là où l'hypoderme prolifère activement et dans les régions du corps où il se fait un remaniement actif des différents tissus (région postérieure du corps, appendices buccaux).

Comment faut-il interpréter ce processus? Nous verrons qu'un phénomène analogue se passe dans d'autres tissus et que justement ces tissus persistent chez l'imago; d'autre part on peut penser qu'une relation existe entre ce fait du rejet d'une partie des substances des cellules et leur faculté de prolifération. Ces boules sont surtout nombreuses là où il se forme de l'hypoderme sérié; et l'on peut trouver des cellules hypodermiques en karyokinèse qui renferment encore une boule avec chromatine (fig. 4, 2). Dans ce cas-là il est évident que la formation de la boule rejetée est antérieure à la mitose; or, d'après les idées actuelles, la karyokinèse témoigne de l'état jeune, peu spécialisé, de la cellule. Une idée vient elle-même à l'esprit: c'est qu'en rejetant une partie de sa substance la cellule se rajeunit, revient à un état moins différencié.

Pérez (10) a décrit, chez les Mouches, le rejet par les cellules des papilles rectales d'une partie de leur cytoplasma; et il a interprété ce fait comme un processus d'épuration.

C'est cette interprétation que j'adopterai, et l'histoire de la métamorphose de la Galéruque nous fournira de multiples exemples à l'appui de cette manière de voir.

Comme nous le verrons encore pour d'autres tissus, la cellule ne peut passer directement d'un état différencié à un autre état différencié sans passer par un stade de « dédifférenciation » (Pérez, 1910). Les cellules hypodermiques de la larve de la Galéruque sont adoptées à de certaines conditions; elles périraient, semble-t-il, si ces conditions venaient à changer. Mais elles se sauvent en sacrifiant une partie de leurs corps et deviennent ainsi plus plastiques. Ce serait donc là une sorte d'autotomie cellulaire et c'est ainsi que je dénommerai le processus.

Nous avons vu le processus de multiplication et d'autotomie

cellulaire débiter dans la région antérieure du corps. Peu à peu l'hypoderme abdominal commence aussi à présenter les mêmes processus. Là cependant l'autotomie cellulaire peut se passer dans les cellules encore aplaties et les boules sont rejetées alors non à la base de la cellule, mais latéralement. Cela ne signifie pas que les cellules de l'hypoderme abdominal soient plus spécialisées que celles de l'hypoderme thoracique, mais cela indique plutôt un changement plus grand dans les conditions d'existence des cellules hypodermiques. Les karyokinèses se passent dorénavant d'une manière diffuse dans n'importe quelle région du corps, et l'on comprend cela si l'on admet que les cellules hypodermiques peuvent passer à un état embryonnaire par autotomie. Les karyokinèses sont cependant plus abondantes dans certaines régions du corps (pattes, différents points de la tête, du thorax) et là l'hypoderme prend un aspect sérié avec les noyaux distribués sur plusieurs niveaux; mais en réalité toutes les cellules sont disposées sur un seul rang. Les courtes pattes larvaires se transforment ainsi en sorte de disques imaginaires, quoique leurs cellules hypodermiques soient d'abord identiques à celles des autres régions du corps. Gonin (94) a trouvé que chez *Pieris* la prolifération de l'hypoderme des pattes larvaires se fait pendant la métamorphose, principalement à leur base. Chez la Galéruque, au contraire, si tout d'abord l'hypoderme commence à se modifier à l'extrémité des pattes et leur face externe, il est bientôt impossible de distinguer une région qui prolifère plus activement que les autres. La patte larvaire se transforme tout entière d'une façon uniforme en patte de l'imago. Cela s'explique encore bien si l'on admet que les cellules hypodermiques des pattes rajeunissent en rejetant une partie de leurs substances. On conçoit alors la cause de l'absence de zones particulières de prolifération dans les pattes.

La même chose se produit pour les appendices buccaux, seulement ici les karyokinèses sont peu nombreuses, quoique le processus d'autotomie cellulaire soit assez intense. Les cellules hypodermiques des appendices buccaux subissent la même rénovation que les cellules des pattes, mais elles proli-

fèrent très peu, parce que les appendices buccaux de la larve et de l'imago ont à peu près les mêmes dimensions. La rénovation des cellules est en rapport non avec leur prolifération, mais avec le passage d'un état spécialisé à un autre.

En outre de ces deux processus de multiplication et d'autotomie cellulaire, les cellules hypodermiques présentent encore un remarquable changement de forme. D'aplaties qu'elles étaient, elles deviennent d'abord cylindriques, ensuite elles s'allongent davantage et, dans quelques régions où il y a de l'épithélium simple, elles prennent la forme de clous plus ou moins longs dont la pointe touche la basale et dont la tête renflée contenant le noyau s'appuie contre la cuticule. Il se forme de cette façon des espaces intercellulaires (fig. 5; 8, II; 15)¹.

Cet allongement atteint son maximum au moment de la formation de la cuticule nymphale. La diminution de la surface de l'hypoderme atteint sa limite à ce moment. Comme toutes les cellules hypodermiques doivent prendre la même part dans la sécrétion de la cuticule, leurs noyaux doivent occuper le même niveau au voisinage de cette dernière. Pour les cellules de l'épithélium pseudo-stratifié, cela n'est guère possible que grâce à un allongement considérable et dans ces régions les cellules s'allongent jusqu'au point de devenir filiformes, à peine renflées à leur extrémité distale (fig. 10, A). En même temps l'hypoderme augmente sa surface dans ces endroits par la formation de plis.

Dans l'hypoderme abdominal, l'allongement n'est pas si considérable; en revanche, dans bien des points les cellules s'allongent en partant d'un centre dans des directions de plus en plus obliques et, enfin, presque parallèles à la surface (fig. 10, B). Peut-être ces points constituent-ils autant de disques imaginaires

1. Krüger (98) s'est demandé si c'étaient des espaces inter-ou intracellulaires. Si l'on suit la marche graduelle de l'allongement des cellules, on verra que ce sont bien là des espaces intercellulaires. Je pense que la basale reste partout tapissée par une mince couche cytoplasmique résultant de l'expansion de la partie profonde des cellules. Dans quelques rares points (près d'insertions de quelques muscles), il se forme des vacuoles dans les cellules hypodermiques; ces vacuoles s'accroissent considérablement aux dépens des espaces intercellulaires qui disparaissent complètement; l'épithélium présente un aspect un peu différent dans ces cas rares.

rudimentaires et dans ces points la multiplication est-elle plus active qu'ailleurs.

A ce moment (immédiatement après la sécrétion de la cuticule), les karyokinèses sont très rares. Quant à l'autotomie cellulaire, non seulement ce processus s'est arrêté presque complètement, mais même toutes les boules rejetées ont disparu, dévorées par les phagocytes¹.

La nymphe éclôt. La cuticule nymphale n'est pas différenciée pour ainsi dire, notamment elle est mince et n'est pas pigmentée. Un autre caractère de son état peu avancé est que très souvent elle se décompose en compartiments cylindriques, qui correspondent comme largeurs aux cellules hypodermiques².

L'hématoxyline au fer révèle dans la partie supérieure de la cuticule nymphale un réseau compact formé de granulations assez volumineuses. Sont-ce là des *granulations de pigment* qui ne sont pas arrivées au terme de leur évolution?

Déjà chez la nymphe à peine éclos, les cellules hypodermiques ont commencé à se raccourcir. Ce raccourcissement va se continuer pendant toute la vie nymphale. Les karyokinèses et l'autotomie cellulaire recommencent et durent jusqu'à l'éclosion de l'imago; elles sont plus diffuses et moins intenses que chez la larve âgée.

La cuticule imaginale commence à être sécrétée chez les nymphes âgées de 4 jours. A ce moment les cellules sont aplaties ou allongées suivant les endroits.

Pendant toute la durée de la métamorphose, les cellules hypodermiques rejettent au dehors des boules ou des granulations de taille différente; elles sont généralement chromatiques, quelquefois elles sont réfringentes et présentent alors une teinte brunâtre ou jaunâtre. Je pense que ce sont des produits d'excrétion. Chez l'imago les cellules hypodermiques sont aplaties, plus petites que celles des larves. Leur noyau mesure 3-4 μ .

1. L'allongement des cellules hypodermique de *Aphodius terrestris* décrit par Berlese (00), doit correspondre à ce moment.

2. Autant que je sache, ce fait n'a été constaté pour aucune cuticule.

Nous voyons donc que les cellules aplaties larvaires ne deviennent pas directement les cellules aplaties de l'imago, mais qu'elles passent préalablement par un état de différenciation; elles présentent pendant ce passage une forme particulière allongée, déterminée par les conditions dans lesquelles s'accomplit ce passage¹; elles prolifèrent et rejettent une partie de leurs substances, elles se trouvent constamment dans un état rajeuni analogue à un état embryonnaire. Le passage se fait donc en un seul temps, il n'y a pas d'état spécialisé nymphal. L'arrêt de la multiplication et de l'autotomie cellulaire au moment de la sécrétion de la cuticule nymphale est purement physiologique; les cellules ne peuvent pas sécréter une cuticule et subir un autre processus compliqué en même temps; d'ailleurs la cuticule nymphale que produisent les cellules hypodermiques différenciées n'est pas si spécialisée que la cuticule larvaire ou imaginale.

Telle est l'évolution de la plupart des cellules hypodermiques. Un certain nombre d'entre elles périssent pendant la métamorphose et celles-ci présentent notamment les phénomènes de karyolyse; la chromatine se condense en un petit nombre de granulations plus grosses que les granulations ordinaires; à ce moment la cellule s'est généralement détachée de la surface externe de l'hypoderme. Je n'ai pu déceler aucun signe précurseur de cette dégénérescence; quelquefois la situation anormale du noyau rapproché de la basale paraît l'annoncer. Comme les cellules en chromatolyse ne se distinguent guère que par la taille des boules autotomiques, elles doivent être également phagocytées plus tard.

Je suis incliné à penser que le processus du rejet autotomique

1. Il est intéressant de remarquer à ce sujet que, d'après **Tower** (06), les cellules hypodermiques de *Leptinotarsa decimlineata* et de *Chrysobothris femorata* subissent pendant les mues larvaires des changements analogues à ceux que l'hypoderme de la Galéruque subit pendant la métamorphose. Ainsi les cellules hypodermiques ordinairement cubiques chez les larves de ces espèces deviennent allongées pendant les mues et reprennent ensuite leur forme cubique. Ce fait paraît corroborer ma manière de représenter les transformations de l'hypoderme de la Galéruque pendant la métamorphose. Cette circonstance semble indiquer en outre que toute la période de la métamorphose des insectes correspond à la période de passage qu'on désigne sous le nom de mue larvaire; toute la nymphose, avec ses deux mues, ne serait phylétiquement qu'une mue larvaire bien plus longue par suite des transformations internes plus complexes

d'une partie de chromatine et celui de la chromatolyse sont voisins; dans un cas c'est une petite partie de la chromatine qui se condense en une grosse granulation, dans l'autre cas toute la chromatine subit ce sort. Il n'est pas rare de trouver les cellules en chromatolyse qui ont préalablement rejeté une boule autotomique (fig. 4, 4). La cellule essaie en quelque sorte de se régénérer. On peut expliquer ce cas comme dû à la non-simultanéité de la condensation de la chromatine; les granulations chromatolytiques qui se sont formées les premières sont expulsées du noyau et provoquent la formation d'une boule autotomique; les autres se forment après. Si l'on colore à l'hématoxyline au fer les coupes de la Galéruque fixée au liquide de Flemming et si l'on pousse loin la différenciation, on constate que la chromatine de la plupart des cellules se décolore, tandis que par endroits il se trouve des cellules isolées dont la chromatine reste noire. Il est possible que cette réaction indique par avance les cellules qui vont périr.

Je dois dire à présent quelques mots de deux cas de dégénérescence totale de certaines régions de l'hypoderme que j'ai rencontrés. Chez une larve courbée presque tout l'hypoderme thoracique ventral était remplacé par une bande d'innombrables boules traversée au milieu par une bande de cytoplasma réticulaire non concrété en boules. Ces boules étaient comme aspect identiques aux boules autotomiques, avec et sans chromatine. Au point de passage entre cet hypoderme et l'hypoderme intact on voyait les cellules, à noyau hypertrophié, renfermer encore un certain nombre de boules autotomiques. Dans un autre cas analogue observé chez une nymphe de 28 heures un petit lambeau de l'hypoderme à l'extrémité de la première paire des maxilles présentait une dégénérescence totale analogue; mais dans ce cas c'étaient les boules sans chromatine qui dominaient. Sur le passage à l'hypoderme intact on trouvait des cellules à noyau un peu hypertrophié et placé près de la basale émettre un nombre considérable de boules, surtout sans chromatine; le noyau entouré d'un petit lambeau de cytoplasma paraît conserver assez longtemps ses caractères normaux; enfin il entre en karyolyse.

Je ne peux pas me faire une idée nette de ce processus com-

pliqué en me basant sur l'observation de deux cas seulement; l'impression que j'ai c'est qu'une parenté existe entre ce processus et celui d'autotomie cellulaire; que dans ce cas-là les cellules subissent pour ainsi dire une saignée trop forte; elles rejettent trop de substance et périssent. En tout cas, ce qui résulte de ces observations, comme je n'ai pas observé la même chose chez d'autres individus de même âge, c'est que la dégénérescence de l'hypoderme varie suivant les individus, de même peut-être que la quantité des boules autotomiques émises; et il est possible que ce sont les conditions éthologiques dans lesquelles se trouvent les larves qui déterminent l'intensité des différents processus qui se passent dans l'hypoderme pendant la nymphose.

Quant à l'immigration des éléments étrangers dans l'hypoderme, les cellules grasses et les œnocytes immigrent très rarement; les phagocytes, plus souvent; mais ce sont surtout les cellules à sphérules qui immigrent en quantité incroyable; j'en ai déjà parlé page 11. En résumé : *la plupart des cellules hypodermiques passent de la larve à l'imago en un seul temps subissant sporadiquement ou non les processus d'autotomie cellulaire et de multiplication mitotique; quelques cellules subissent une karyolyse; l'intensité de ces processus varie suivant les individus; les produits rejetés sont phagocytés.*

Chez Diptères, tout l'hypoderme larvaire est phagocyté, le nouvel hypoderme se forme aux dépens des disques imaginaux [Kowalewsky (87), Van Rees (89), de Bruynes (98), Vaney (02), Pérez (10)]. C'est peut-être un processus particulier de dédifférenciation qui se cache sous l'affirmation confuse d'Anglas (01) que chez la Guêpe et l'Abeille le cytoplasma des cellules hypodermiques larvaires dégénère, tandis que les noyaux persistent. Chez la Galéruque, le bouleversement de l'hypoderme est donc moindre que chez les Diptères supérieurs.

II. *Disques imaginaux.* — Quant aux disques imaginaux de la Galéruque (ailes, antennes, organes genitaux), je n'ai pas l'intention de rechercher leur origine et leur mode de formation; je dirai que chez la larve âgée ils sont formés par un épaissement de l'hypoderme où les noyaux sont disposés sur plusieurs

niveaux et que l'évolution de leurs cellules est parallèle à celle des cellules hypodermiques ordinaires, avec cette différence que les chromatolyses manquent et les phénomènes d'autotomie cellulaire sont très rares. Les karyokinèses sont abondantes. La signification de ces faits semble assez claire; les cellules des disques imaginaires n'ont pas subi de spécialisation trop considérable et probablement elles restent tout le temps chez la larve dans un état en quelque sorte embryonnaire. Par conséquent la dédifférenciation est inutile pour elles et elles peuvent directement évoluer dans le sens imaginal.

III. *Cellules tendineuses*. — Les insertions des muscles de la Galéruque sont de deux sortes. Si plusieurs muscles s'insèrent au même point, cette insertion se fait au moyen d'un tendon anhiste commun; si les muscles s'insèrent isolément, ce sont les cellules à tonofibrilles qui fixent le muscle à la cuticule.

Pérez (10) a récemment décrit avec détail ces deux modes d'insertions et, comme mes résultats concordent avec les siens, je me bornerai à décrire ici les transformations subies par les insertions musculaires pendant la nymphose.

Les tendons anhistes qui appartiennent aux muscles histolysés sont détruits par des phagocytes, soit sur place, soit après avoir été rejetés dans la cavité générale. La phagocytose se fait au moment où le muscle très modifié ne peut plus exercer aucune traction sur son tendon; par conséquent, le tendon phagocyté ne se trouve plus dans ses conditions ordinaires. Les transformations subies par les cellules à tonofibrilles sont plus particulières. Déjà chez les larves on peut distinguer dans ces cellules deux parties : une partie ne consiste guère qu'en tonofibrilles et en cytoplasma interposé entre elles, l'autre comprend le noyau entouré de cytoplasma assez abondant (fig. 6, 1).

Lorsque les cellules hypodermiques s'allongent au début de la nymphose perpendiculairement à la surface du corps, les cellules à tonofibrilles s'allongent aussi (fig. 6, 2); il faut donc admettre que les tonofibrilles sont élastiques jusqu'à un certain degré, ou qu'elles s'accroissent. Ensuite les tonofibrilles se détachent à leurs deux extrémités et leur ensemble forme un petit paquet irrégulier logé à l'intérieur de la cellule; très rapi-

dement ce paquet devient sphérique (fig. 6, 3); dans cette boule ainsi formée on peut encore distinguer quelques tonofibrilles contournées; la cellule tendineuse continue à s'allonger, devient

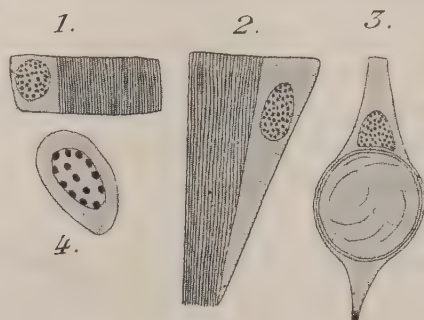


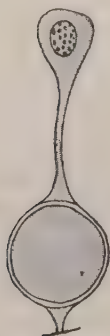
Fig. 6. — 1. cellule à tonofibrilles de la larve âgée; 2. cellule à tonofibrilles allongée; 3. formation d'une boule par la cellule à tonofibrilles; 4. cellule à tonofibrilles en karyolyse; $\times 1100$.

filiforme, semblable à d'autres cellules hypodermiques ordinaires; près de sa base seulement son pédicule filiforme se renfle brusquement pour loger cette boule énorme dont nous avons vu l'origine (fig. 7). Cette boule est ensuite rejetée hors de la cellule et sera plus tard englobée par les phagocytes.

Quelquefois la cellule tendineuse forme, au lieu d'une seule boule, deux boules plus petites; je n'ai vu qu'une seule fois une telle boule renfermer de la chromatine rejetée par le noyau.

A partir de ce moment les anciennes cellules tendineuses sont à peine distinctes des cellules hypodermiques; elles rejettent (toutes?) de la chromatine et du cytoplasma comme les cellules hypodermiques, et deviennent ainsi peu à peu identiques aux cellules hypodermiques ordinaires; elles entrent rarement en karyolyse, après le rejet des tonofibrilles (fig. 6, 4).

Fig. 7. — Cellule à tonofibrilles après la formation de la boule autotomique. $\times 1100$.



Quant aux cellules tendineuses imaginaires, elles se forment aux dépens des cellules hypodermiques ordinaires, qui se mettent en rapport avec les muscles nouvellement formés. Nous voyons donc que, d'une part, les cellules tendineuses peuvent redevenir des cellules hypodermiques ordinaires et que,

d'autre part, les cellules hypodermiques ordinaires peuvent se transformer en cellules tendineuses. Ces deux sortes de phénomènes cadrent bien avec notre idée de la dédifférenciation. D'une part, le phénomène du rejet des tonofibrilles, si particulier qu'il puisse paraître, est en réalité une autotomie cellulaire; d'autre part, les cellules hypodermiques peuvent se spécialiser dans un autre sens et produire les tonofibrilles, parce qu'elles ont subi une dédifférenciation préalable en rejetant une partie de leur substance.

IV. *Cellules des poils* — Les cellules des poils de la larve

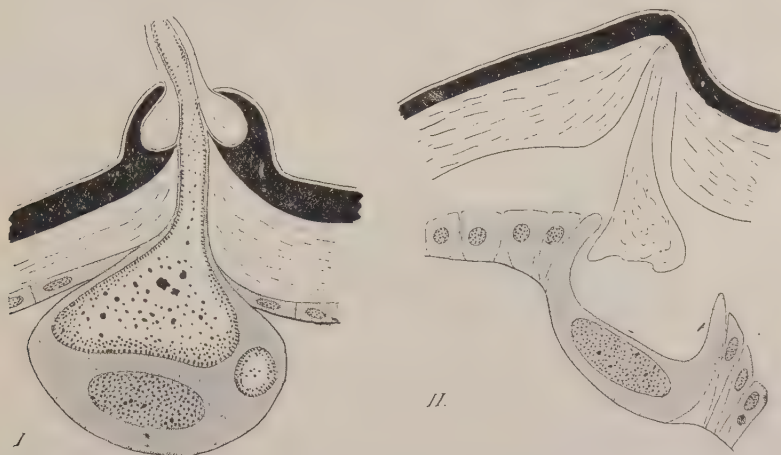


Fig. 8. — Cellules des poils : I. au début de la métamorphose; II. au moment de la séparation de la cuticule larvaire de l'hypoderme. $\times 200$.

agée sont de grosses cellules avec une vacuole énorme (fig. 8, I); la vacuole se prolonge dans le poil même dont la paroi chitineuse est tapissée intérieurement par une mince couche protoplasmique. Chez les jeunes larves fixées immédiatement après la mue, les cellules des poils sont dépourvues de vacuole; celle-ci n'apparaît qu'après. Il doit en être de même chez les larves âgées. Ces cellules sont innervées, elles sont disposées ordinairement par petits groupes qui reçoivent un petit nerf dont les ramifications aboutissent séparément à chaque cellule. Vers la fin de la vie larvaire, on voit se produire quelque chose de particulier dans ces cellules. Il se forme sur la paroi interne de leurs vacuoles de petites boules de cytoplasma qui s'étirent en forme de goutte, se détachent et tombent dans la cavité de la vacuole. Cela se

produit à la fois sur tout le pourtour de la vacuole. Vers le centre de celle-ci on observe des boules plus grosses qui se sont probablement formées par fusion de plusieurs petites boules, parce que le cytoplasma commence et continue à se détacher toujours par petites boules. Ces boules paraissent se dissoudre au moins en partie dans le liquide de la vacuole, car on voit apparaître à ce moment un coagulum, peu abondant d'ailleurs, dans la cavité de la vacuole.

Le corps de la cellule du poil se réduit considérablement par ce processus, la vacuole augmente au fur et à mesure.

Quand la cuticule larvaire se détache de l'hypoderme, le poil s'en va aussi en entraînant le contenu de la vacuole (fig. 8, II),

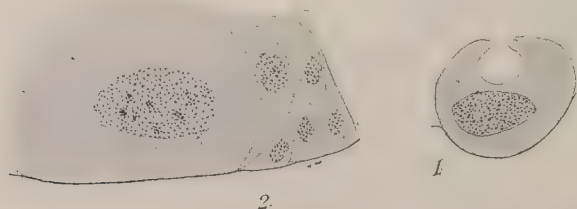


Fig. 9. — Cellules des poils en voie d'accroissement. $\times 700$.

la cellule au contraire reste largement béante. Vers ce moment toutes les boules cytoplasmiques sont généralement dissoutes, quelquefois il en reste encore un petit nombre.

On supposerait volontiers *à priori* que cette cellule va périr d'une façon quelconque. Mais, malgré mes recherches dans ce sens, je n'ai jamais rien vu qui puisse confirmer cette supposition; et pourtant les cellules des poils sont assez nombreuses, et la taille relative de leur noyau permettrait facilement de les reconnaître, quel que soit le changement subi. En revanche, j'ai pu trouver toutes les étapes intermédiaires, qui se succèdent de très près, d'une autre série de modifications. La cellule blessée, déchirée et saignée pour ainsi dire, se met à s'accroître; sa plaie béante, reste de la vacuole, s'efface peu à peu et enfin disparaît complètement (fig. 9, 1). Le noyau de la cellule n'émet pas de la chromatine, mais son volume (ou sa section seulement?) diminue quelque peu. Cette cellule s'accroît ensuite énergiquement

de plus en plus, pousse dehors un prolongement cylindrique et ce sont ces cellules qui formeront les poils de la nymphe (fig. 10, A).

Quand les cellules des poils se mettent à croître, quelques-unes des cellules hypodermiques voisines augmentent aussi un peu de taille, mais il en est une par contre qui croît beaucoup, son noyau grandit aussi (fig. 9, 2). Cette cellule, que j'appellerai cellule compagne du poil, embrasse d'abord en croissant la cellule trichogène; ensuite elle est logée dans une inflexion de cette dernière (fig. 10, A). Le cytoplasma de ces deux cellules se fusionne dans la partie distale, tandis que du côté de la basale leurs corps sont distincts. Si l'on prolonge mentalement, au moment de la formation des poils, la limite de ces deux cellules, on verra que le corps de la cellule compagne devrait adhérer à une portion de la thèque basale du poil (fig. 10, A)¹.

Ainsi, à proprement parler, chaque poil nymphal possède deux cellules en partie fusionnées.

On pourrait penser que la cellule compagne dérive de la cellule du poil; mais je n'ai jamais observé ni division directe ni indirecte dans les cellules des poils et, au contraire, on trouve toutes les étapes intermédiaires entre les cellules hypodermiques ordinaires et les cellules compagnes nettement caractérisées².

Ce fait peut paraître bizarre au premier abord, mais la notion

1. Chez les chenilles d'*Ocneria* (Plotnikow, 04), la thèque du poil est produite par une cellule qui entoure en anneau la partie supérieure de la cellule trichogène. Chez la Galéruque, cette thèque est produite par un bourrelet circulaire cytoplasmique situé à la base du prolongement cylindrique que la cellule trichogène pousse au dehors pour former le poil. Il est possible que ce bourrelet appartienne à la cellule compagne qui n'entourerait la cellule trichogène que dans sa partie supérieure, où les limites de deux cellules ne sont pas distinctes; plus bas, la cellule compagne a une forme simple, non annulaire (celle de massue, fig. 10, A).

2. Je signale en passant un autre phénomène particulier qui se produit pendant l'accroissement des cellules des poils. On voit immigrer à l'intérieur de quelques-unes des cellules des poils en voie d'accroissement deux petites cellules. Elles immigreront toujours *par deux côte à côte*, ne présentent pas de caractères nets, mais elles ont plutôt l'aspect de phagocytes que de cellules embryonnaires. Quant aux cellules des poils, elles ne montrent aucun signe de dégénérescence et sécrètent au contraire un poil normal tout en renfermant à leur intérieur deux petites cellules. Ces deux cellules sont-elles des phagocytes immigrés d'une façon précoce, mais pourquoi seraient-elles alors toujours au nombre de deux? Ou bien, au contraire, forment-elles un complexe avec les cellules des poils?

de la dédifférenciation nous permet de le comprendre. Il est probable que le rejet des boules cytoplasmiques à l'intérieur de la vacuole par les cellules des poils est une variété d'autotomie cellulaire, et que les cellules des poils reviennent ainsi à un stade peu différencié (leur accroissement ultérieur en témoigne suffisamment). Or les cellules hypodermiques se dédifférencient aussi. Si les cellules embryonnaires peuvent s'asso-

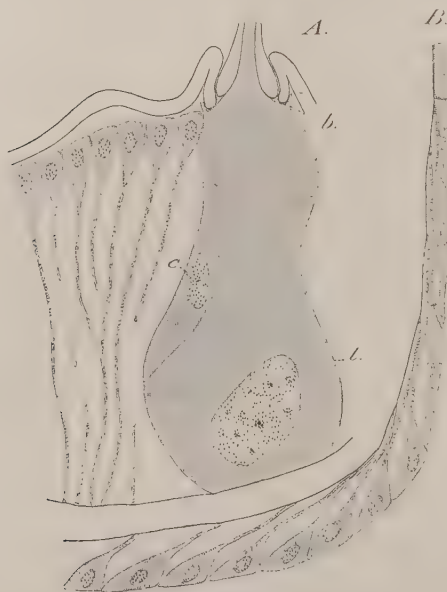


Fig. 10. — Portion de l'hypoderme thoracique (A) et de l'hypoderme abdominal (B), de la larve qui est sur le point de se transformer en nymphe; *t*, cellule trichogène; *c*, cellule compagne; *b*, bourrelet cytoplasmique, producteur de la thèque en train de disparaître. $\times 100$.

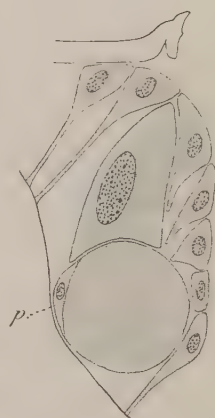


Fig. 11. — Destruction phagocytaire de la cellule du poil. *p*, phagocyte. Nymphe âgée de 8 h. 30. $\times 700$.

cier entre elles, pour former un organe, pourquoi deux cellules dédifférenciées qui se trouvent dans un état analogue à celui des cellules embryonnaires ne pourraient-elles pas s'unir entre elles pour former un complexe?

Chez les nymphes, les cellules des poils présentent un aspect normal, leur cytoplasma est homogène, un peu vacuolaire; le plus souvent leur forme n'est plus arrondie; elles sont allongées obliquement par rapport à la surface du corps, leur base est généralement déplacée en avant de la base du poil.

Très rapidement ces cellules seront phagocytées et déjà,

chez les nymphes de 8-10 μ , on ne trouve plus aucune cellule intacte. La position même des cellules des poils détermine un mode constant pour leur attaque phagocytaire. Un phagocyte, rarement deux, traverse la basale de l'hypoderme et englobe la base de la cellule en détachant une grande masse de cytoplasma; le noyau de la cellule du poil qui était situé auparavant à la base de la cellule se déplace à ce moment vers la surface externe de l'hypoderme (fig. 11). Je n'ai pu déceler aucun signe de dégénérescence ni dans le cytoplasma, ni dans le noyau. Le reste de la cellule avec le noyau peut persister assez longtemps, on en trouve encore de parfaitement normaux chez les nymphes de 20-25 h.; ensuite les phagocytes les mangeront à leur tour. Quant aux cellules compagnes, je n'ai pu établir leur sort; chez la nymphe, leur noyau diminue un peu de volume, et comme tout autour du poil les noyaux des cellules hypodermiques sont un peu plus gros qu'ailleurs il est assez délicat de distinguer à coup sûr les cellules compagnes. Il est également possible qu'elles se régénèrent ou qu'elles périssent. Quand la cellule du poil aura disparu, sa place sous le poil sera occupée par un petit épaissement lenticulaire de l'hypoderme où les noyaux sont distribués sur deux-trois rangs.

Quant aux poils imaginaires, ils sont formés par les cellules hypodermiques ordinaires différenciées. Les cellules des poils imaginaires sont bien plus petites que celles de la larve âgée et elles sont de deux sortes : les unes ont un seul noyau, les autres en ont 4-6.

V. *Cellules glandulaires*. — Chez la larve de la Galéruque, il y a deux sortes de glandes : les unes sont disséminées sur toute la surface du corps, les autres sont limitées exclusivement à une partie du prothorax. J'étudierai d'abord les premières.

Ces glandes sont assez nombreuses et elles sont disséminées sur toute la surface du corps d'une façon assez uniforme; elles sont cependant plus nombreuses dans les régions latérales du corps et dans les parties qui proéminent quelque peu sur la surface générale du corps. Elles sont volumineuses (fig. 12), subsphériques, totalement plongées dans la cavité générale;

elles ne sont rattachées à la cuticule que par un fin pédicule qui traverse l'hypoderme; la basale de l'hypoderme enveloppe ces glandes en formant une sorte de poche sphérique. Ces glandes possèdent trois noyaux : l'un (noyau *a*), le plus gros, est logé au fond de la glande; l'autre (noyau *b*), plus petit, est logé à la partie opposée de la glande près du pédicule; le troisième (noyau *c*), le plus petit, est situé près du deuxième. La chromatine de ces trois noyaux est grenue, les granulations étant de taille différente ¹. La glande possède un fin canalicule qui débouche à l'extérieur, en traversant le pédicule de la glande



Fig. 12. — Glande à 3 noyaux de la larve âgée. $\times 1100$.

et la cuticule; en entrant dans la glande, ce canalicule fait d'abord le tour du noyau *b* et fait ensuite quelques boucles sur son parcours à l'intérieur de la glande. Dès son entrée dans la glande, ce canalicule est entouré d'un manchon clair bien distinct au milieu du cytoplasma homogène éosinophile; des trabécules radiaires partent des parois de ce manchon et rejoignent le canalicule; ce manchon s'efface vers la profondeur de la glande et est remplacé par un large espace clair non nettement limité, au milieu duquel chemine le canalicule qui se perd ensuite. Je n'ai pas fait d'observations relatives au mode de sécrétion de ces glandes; cependant j'ai vu quelquefois chez les larves de grosses vacuoles apparaître au milieu du cytoplasma

1. Quelquefois les territoires cytoplasmiques particuliers sont distincts autour des noyaux *b* et *c*.

homogène, le canalicule était indistinct à ce moment sur une partie de son parcours.

Chez les larves âgées, au début de la métamorphose le cytoplasma de ces glandes est généralement bien homogène, excepté le manchon décrit et les larges espaces clairs qui le continuent. Lorsque la cuticule larvaire se détache de l'hypoderme elle entraîne au dehors le pédicule de la glande; les cellules hypodermiques en s'allongeant refoulent la glande; ces circonstances font s'allonger le pédicule de la glande qui traverse à présent l'hypoderme, la cuticule larvaire et l'espace libre entre elles. La portion intrahypodermique du pédicule s'enrichit en cytoplasma, il se fait au moment de la sécrétion de la cuticule nymphale un raccord du canalicule de la glande avec la nouvelle cuticule; la portion extérieure du canalicule doit s'en aller avec la cuticule larvaire; ainsi le canalicule de la glande continue à déboucher dehors. En même temps la glande devient très vacuolaire, plus vacuolaire qu'il n'est représenté à la figure 13, elle augmente de volume et chez la larve prête à muer son diamètre est de 50-60 μ . Nous retrouverons ces glandes chez les nymphes. Chez la larve, ces glandes peuvent tomber exceptionnellement dans la cavité générale; elles sont alors attaquées par les phagocytes, lorsqu'elles sont encore homogènes ou vacuolaires; j'essaierai d'expliquer plus loin ce fait.

J'ai observé un cas exceptionnel de phagocytose très précoce et déjà achevé (fig. 15), quand la glande reste encore attachée à l'hypoderme. Certaines glandes de cette larve renferment un petit nombre de vacuoles, les autres sont encore homogènes.

Je serai bref sur les glandes prothoraciques.

La tête de la larve est encastrée dans le prothorax et il y a donc à la limite de la tête et du prothorax un repli très étroit de l'hypoderme. De chaque côté du corps une partie de ce repli appartenant au prothorax est différenciée en une plage glandulaire; toutes les cellules de cette plage sont 2-5 fois plus grandes que les cellules hypodermiques ordinaires, elles sont bombées vers la cavité générale; le cytoplasma est homogène; le noyau également plus gros est globuleux et sa chromatine est

granuleuse. Certaines cellules sont plus grandes que les autres et elles doivent être inégalement différenciées comme glandes. Ce qui constitue une particularité remarquable de ces glandes c'est que chaque glande, chaque cellule, possède plusieurs canalicules excréteurs (5-12); la plupart de ces canalicules traversent la cuticule perpendiculairement et débouchent dans cette fente étroite réduite presque à rien qui sépare le thorax de la tête; en outre, un canalicule chemine parallèlement dans la cuticule et doit déboucher dans un endroit plus propice au rejet du

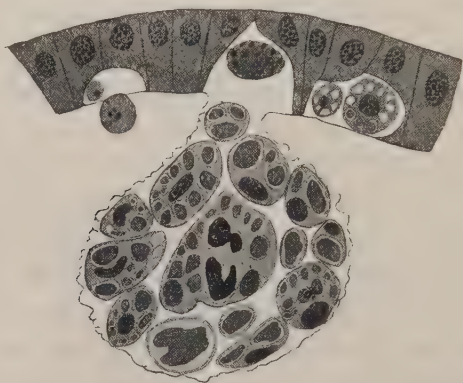


Fig. 13. — Phagocytose d'une glande larvaire à 3 noyaux. Larve âgée. $\times 1000$.

produit sécrété. On peut suivre le sort de ces glandes chez les larves âgées tant que l'hypoderme du prothorax n'a pas subi de grandes modifications dans ses contours. On voit tout d'abord les cellules glandulaires prothoraciques diminuer un peu de volume, leur noyau diminue également; leur aspect se rapproche davantage de celui des cellules hypodermiques ordinaires; ensuite le noyau des grandes cellules entre en karyolyse et cela non simultanément pour toutes les cellules; en même temps on voit entre les grandes cellules des cellules semblables aux cellules hypodermiques qui rejettent les boules autotomiques. Il est possible que ces cellules proviennent des cellules hypodermiques qui entourent les champs glandulaires du prothorax; je crois qu'il est également probable qu'elles proviennent des plus petites cellules glandulaires, lesquelles doivent

être le moins différenciées; une diminution du volume de ces cellules glandulaires les fait ressembler aux cellules hypodermiques ordinaires, et il est difficile de dire si l'on a affaire à des petites cellules glandulaires dédifférenciées ou à des cellules hypodermiques ordinaires insinuées. Ni chez les larves âgées avancées dans leur métamorphose, ni chez les nymphes, on n'aperçoit plus aucune différenciation particulière dans cette partie du prothorax.

Les *glandes nymphales* sont d'une seule sorte, ce sont de volumineuses glandes à 3 noyaux, disséminées sur tout le corps et qui ressemblent beaucoup aux glandes larvaires à 3 noyaux.

Il semble qu'on peut trouver tous les stades de la formation



Fig. 14. — 4 stades de formation des glandes nymphales à 3 noyaux. Larve âgée. $\times 1100$.

de ces glandes chez les larves âgées qui n'ont pas mué encore, mais qui ont sécrété déjà la cuticule nymphale. On voit au milieu des cellules hypodermiques allongées certaines cellules dont le corps est un peu globuleux (fig. 16). Selon l'allongement plus ou moins grand des cellules hypodermiques voisines, leur corps peut être détaché ou non de la basale. Le noyau d'abord sphérique se divise par étranglement en deux noyaux égaux (fig. 16). Le noyau supérieur s'accroît, sa chromatine devient plus abondante et les grains plus gros. Le noyau inférieur ne s'accroît guère et se divise encore directement en deux autres. Le noyau supérieur s'accroît davantage et gagne la base de la glande; les deux noyaux inférieurs gagnent la face opposée et l'un d'eux s'accroît plus que l'autre.

Mais je n'ai pas constaté si leur accroissement se continue, il est possible que ces formations peu nombreuses avortent; si elles arrivent à donner les glandes nymphales, ces cas ne doivent pas être nombreux. La plupart des glandes nymphales doit

dériver des glandes larvaires qui expulsent au dehors au moment de la mue le contenu de leurs nombreuses vacuoles; leur volume se réduit 2-3 fois, elles donnent ainsi les glandes nymphales homogènes ($40\ \mu$ de diamètre). Ce qui le prouve, c'est l'absence de la destruction énergique des glandes larvaires chez les jeunes nymphes, et le petit nombre des formations nouvelles des glandes nymphales si ces cas existent. Certaines glandes nymphales ne sont pas appliquées contre la basale; mais leur pédicule parcourt un peu dans la cavité générale, les cellules hypodermiques se raccourcissent dans ces régions; cela semble prouver que ces glandes au moins dérivent des glandes larvaires.

Comme aspect, ces glandes nymphales sont identiques aux glandes larvaires à 3 noyaux, seulement leur forme est moins régulière. Leur canalicule est difficile à voir; il paraît être moins long et est dépourvu du manchon clair.

Pendant la nymphose, ces glandes apparaissent tantôt plus ou moins vacuolaires, tantôt presque homogènes, et il est possible qu'elles fonctionnent pendant cette période. Ces glandes persistent jusqu'à la fin de la vie nymphale; elles ne sont phagocytées qu'exceptionnellement sur place pendant la nymphose (un cas observé chez une nymphe de 8 h., deux chez une nymphe de 28 h.).

Plus souvent elles se détachent de l'hypoderme et tombent dans la cavité générale. Dès que la glande est tombée dans la cavité générale, des vacuoles commencent à apparaître à son intérieur; d'abord petites, elles augmentent rapidement aux dépens du cytoplasma dont le volume se réduit de plus en plus (fig. 15). Le contenu de ces vacuoles ne se coagule pas par l'acide osmique et je crois que sa constitution est voisine de celle de la sécrétion normale de la glande; car les noyaux de la glande gardent tout le temps leur aspect normal. Ce qui est modifié surtout dans ses conditions d'existence, c'est qu'elle n'a plus son canalicule excréteur; elle continue probablement à sécréter et cette sécrétion s'accumule dans son intérieur, d'où résulte son aspect vacuolaire. Il ne faut pas appeler cela « dégénérescence vacuolaire »; le mot « dégénérescence » est très vague, on désigne par là les phénomènes les plus

divers et j'éviterai autant que possible d'employer ce mot.

Comment disparaissent ces glandes? Par phagocytose. Les phagocytes attaquent des glandes dont la vacuolarisation est plus ou moins considérable suivant qu'ils les attaquent plus tôt ou plus tard; mais les noyaux restent normaux au début de l'attaque; ils subissent ensuite la pycnose. En général plusieurs phagocytes attaquent à la fois une même glande; chez les nymphes, ils forment d'abord une sorte de follicule autour de

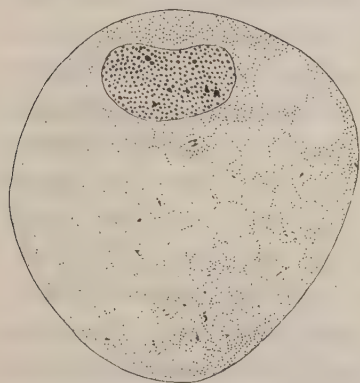


Fig. 15. — Glande à 3 noyaux libre dans la cavité générale. Nymphe de 28 h. $\times 1100$.

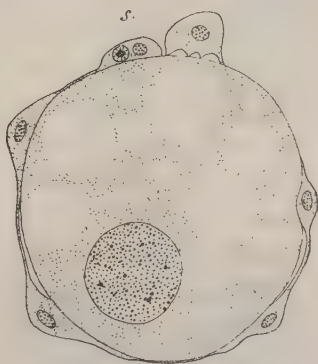


Fig. 16. — Follicule de phagocytes autour d'une glande larvaire à 3 noyaux; s. cellule à sphérules à l'intérieur d'un phagocyte. Nymphe de 56 h. $\times 900$.

la glande. La figure 14 représente ce cas chez une nymphe de 56 h., et l'on voit un phagocyte qui a commencé déjà à pénétrer à l'intérieur de la glande; un autre à peine arrivé émet à la fois plusieurs pseudopodes pour atteindre la glande. Cette émission des pseudopodes par les phagocytes au début de l'attaque est un fait très général et je l'ai constaté à propos de la phagocytose de presque tous les tissus de la Galéruque. **Metschnikoff** (99) et **Mercier** (06) ont observé une chose analogue, le premier dans le cas de phagocytose des hématies de l'Oie par les leucocytes du Cobaye; le deuxième pour le cas de la phagocytose chez les Batraciens. Je décrirai avec plus de détails le mode d'attaque des phagocytes à propos de la destruction des glandes nymphales chez l'imago.

La cuticule imaginale commence à être sécrétée de bonne heure (au 5^e jour de la nymphose); le canalicule de la glande

continue à déboucher dehors à travers la cuticule nymphale, il ne sera cassé qu'au moment de la mue imaginale; les glandes nymphales se détachent alors de la basale et tombent dans la cavité générale. De nombreuses petites vacuoles apparaissent dans leur intérieur et transforment une partie du cytoplasma homogène de la glande en un réticulum. Ces glandes sont phagocytées (avant ou après la formation de ce réticulum), presque toutes à la fois; à ce moment il y a beaucoup de phagocytes qui ne sont pas occupés par la destruction de différents éléments; chez l'imago à peine éclos on peut facilement observer tous les stades de phagocytose. Les phagocytes en un petit nombre variable s'approchent de la glande et l'atteignent émettant à la fois plusieurs pseudopodes; ils s'aplatissent ensuite contre la glande et commencent à pénétrer à son intérieur. Les noyaux des glandes sont absolument normaux à ce moment, quoique le cytoplasma soit par endroits vacuolaire, comme je l'ai déjà dit. Il se produit ensuite un fait curieux. Le protoplasma des phagocytes se répand en lamelles très minces aussi bien à la surface de la glande attaquée qu'en profondeur, en s'insinuant dans le protoplasma de la glande. **Pérez** (02) a admis une diffluence analogue des amœbocytes dans le cas de phagocytose des cellules grasses de la Fourmi Rousse; **Mercier** (06) parle aussi de la diffluence des phagocytes qui attaquent les cellules grasses des Mouches.

Dans le cas de phagocytose des glandes nymphales de la Galéruque, leur protoplasma homogène, exempt lui-même de toute espèce d'inclusions, m'a permis de distinguer ces lamelles, insinuées en lui, du protoplasma des phagocytes (fig. 17, A). Pendant la nymphose il apparaît en effet dans le corps des phagocytes des granulations réfringentes brun foncé; ces granulations sont absolument spéciales aux phagocytes, qui ne les rejettent jamais; d'autre part il est facile de les distinguer de granulations chromatiques analogues d'abord parce qu'elles sont un peu brunâtres et surtout parce qu'elles sont réfringentes. En faisant varier un peu le point du microscope, on voit ces granulations remplacées par une tache huileuse jaunâtre à bords peu nets. Ces deux caractères per-

mettent de distinguer à coup sûr ces granulations et, par conséquent, de constater la présence du protoplasma des phagocytes dans ce point¹.

Dans le cas que j'ai représenté à la figure 17, A, on voit deux de ces granulations au milieu du protoplasma homogène éosinophile de la glande. Une petite vacuole sépare ces deux granulations et une bandelette à peine grise traverse cette vacuole en unissant ces deux granulations; on voit en outre partir d'une granulation comme de fines fissures serpentant au milieu du plasma de la glande; il me semble que cette bandelette grise et ces fissures représentent du protoplasma non éosinophile du phagocyte insinué au milieu du protoplasme de la glande. Ces lamelles doivent avoir $0\mu,2$ — $0\mu,4$ d'épaisseur.

La figure 17, B, représente un stade analogue de phagocytose. Deux noyaux de la glande sont en pycnose, le troisième reste encore normal et probablement le protoplasma des phagocytes n'a pas pénétré jusqu'à lui. En bas de la figure on voit trois noyaux de phagocytes dont le protoplasma n'est pas apparent; au milieu de la glande on voit quelques granulations brunes réfringentes et quelques granula-

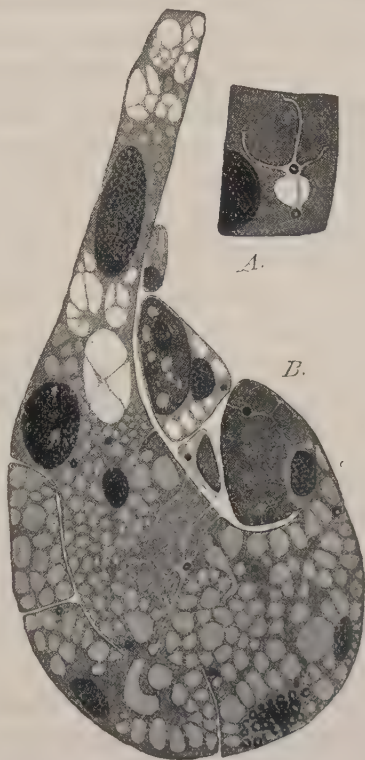


Fig. 17. — A. portion d'une glande nymphale à 3 noyaux en phagocytose; B. phagocytose d'une glande nymphale à 3 noyaux. Imago à peine éclos. $\times 1400$.

1. Chez *Calliphora* (Pérez, 08), les phagocytes renferment à leur intérieur des granulations qui permettent, dans le cas de l'attaque des muscles, de déceler d'une façon analogue la présence de leur cytoplasma dans un point.

tions chromatiques ; ces dernières ou bien sont apportées du dehors par les phagocytes, ou bien elles proviennent de deux noyaux de la glande qui sont en pycnose ; dans ce dernier cas, ces granulations chromatiques doivent en être arrachées et entraînées par du protoplasma des phagocytes ; elles doivent, comme les granulations brunes réfringentes, marquer les points où il y a du protoplasma des phagocytes ; d'ailleurs on voit à droite de telles granulations chromatiques placées dans le cytoplasma des phagocytes. A droite on voit un phagocyte qui a englobé un morceau de la glande et insinue de son cytoplasme en lamelles dans ce morceau ; ce phagocyte continue encore à envoyer des prolongements protoplasmiques dans la glande. Je crois donc que ce réticulum de la glande, qu'on jugerait au premier abord être un réticulum structural, représente en partie au moins du protoplasma des phagocytes qui sont en train d'attaquer la glande (sur les coupes voisines on trouve encore 8 noyaux de phagocytes qui prennent part dans cette attaque). C'est de cette façon que le cytoplasma de la glande serait pris par les phagocytes ; quant aux noyaux de la glande, ils subissent la pycnose ; leur chromatine se condense d'abord en sorte de grumeaux, ensuite elle devient compacte ; le suc nucléaire très chromatique entoure d'abord d'une auréole cette chromatine compacte (fig. 17, A) ; ensuite le tout forme une seule masse compacte.

Glandes imaginales. — Chez l'imago il y a 3 catégories de glandes que je décrirai très sommairement :

1° Les glandes de la première catégorie sont disséminées sur tout le corps ; elles ont généralement cinq noyaux ; un canalicule excréteur se prolonge à l'intérieur de la glande ; il est muni d'un large manchon clair traversé par des trabécules radiaires (fig. 18, 2). Les noyaux de ces glandes se forment par divisions directes répétées aux dépens d'un seul noyau (fig. 18, 3). Ces glandes correspondent évidemment aux glandes larvaires et nymphales à 3 noyaux ; les noyaux *a* et *b* de ces glandes sont représentés dans les glandes imaginales chacun par deux noyaux. Quelquefois ces glandes ont seulement 3 noyaux. Quelquefois plus de 5.

2° Les glandes de la deuxième catégorie sont limitées au vestibule buccal. Elles ont 3 noyaux et un long canalicule (fig. 18, 1); leur protoplasma homogène au centre est réticulaire à la périphérie. Souvent les canalicules de plusieurs glandes sont réunis en un seul faisceau, et alors les noyaux *b* de ces glandes sont échelonnés tout le long de ce faisceau. Leurs noyaux se forment aussi par division directe à partir d'un seul noyau.

3° Les glandes de la 3^e catégorie n'ont qu'un seul noyau.



Fig. 18. — Glandes imaginaires : 1. glande buccale; 2. glande à 5 noyaux; 3. trois stades de formation de cette glande; 4. glandes abdominales. Imago à peine éclos. $\times 1000$.

Elles sont limitées à l'abdomen et sont surtout nombreuses à la face ventrale (fig. 18, 4).

En résumé, nous voyons que la plupart des glandes à 3 noyaux passent de la larve à la nymphe après avoir expulsé une abondante sécrétion au moment de la mue, elles ne sont détruites qu'au dernier moment de la métamorphose chez l'imago; quelques-unes sont phagocytées sporadiquement pendant la métamorphose. Chez l'imago il se forme des glandes plus petites à 5 noyaux qui correspondent à ces glandes à 3 noyaux. J'ai supposé que l'une des causes de la destruction de ces glandes réside dans ce fait que leur canalicule se casse par suite des déplacements relatifs de l'hypoderme et de la cuticule. J'ai été ainsi amené à penser qu'on devait aussi rencontrer cette destruction des glandes chez les jeunes larves au moment de la mue.

En examinant les préparations des jeunes larves à peine muées on voit (fig. 19, A) dans l'hypoderme des masses ovales aplaties

à trois noyaux, de taille inégale, qui présentent un aspect normal; leur protoplasma est homogène ou un peu vacuolaire. Un, deux ou trois phagocytes se trouvent à l'intérieur de plusieurs d'entre elles. Ces masses sont évidemment d'anciennes glandes à trois noyaux qui sont en train de disparaître; d'autres glandes (fig. 19, B) ont la forme normale.

Je n'ai pas observé de stades ultérieurs de phagocytose des glandes chez les jeunes larves; mais cette présence d'un ou de

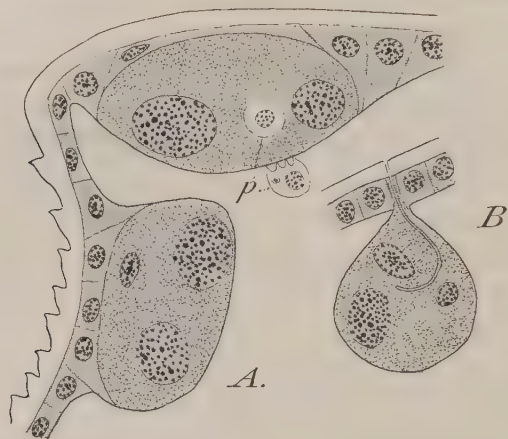


Fig. 19. — A. anciennes glandes à 3 noyaux, aplaties par la pression de la basale; une glande renferme à son intérieur un phagocyte; B. glande normale à 3 noyaux; P. phagocyte. Larve à peine muee de 2 mm. 5. $\times 960$.

plusieurs phagocytes à leur intérieur est une preuve suffisante de la phagocytose des glandes chez les jeunes larves, car j'ai observé chez elles à peine après la mue plusieurs phagocytes renfermant des inclusions.

Chez les jeunes larves, les anciennes glandes ne sont pas rejetées dans la cavité générale, comme cela a lieu chez les larves âgées et chez les nymphes; mais elles sont au contraire aplaties contre la cuticule par la pression que la basale exerce sur elles. Cette différence doit être attribuée à la tension différente de la basale; chez les jeunes larves la surface du corps augmente au moment des mues, la basale est tendue et elle aplatit contre la cuticule les anciennes glandes de trois noyaux, qui ne sont pas probablement capables d'augmenter par intussusception la por-

tion de la basale qui les enveloppe. Chez les larves âgées et les nymphes, la surface du corps se réduit ou reste au moins la même, et là les glandes à 3 noyaux peuvent se détacher et tomber dans la cavité générale par le mécanisme que j'ai expliqué plus haut. Nous pouvons donc croire que l'une des causes de la destruction des glandes à trois noyaux, après les mues, réside dans ce fait que leur canalicule excréteur se casse en deux au moment du rejet de l'ancienne cuticule.

Aucun auteur n'avait eu jusqu'ici l'occasion de s'occuper de la transformation des glandes cutanées pendant la métamorphose. Quant aux transformations des cellules tendineuses et des cellules des poils, nos connaissances étaient aussi assez sommaires. Chez *Calliphora* (Pérez, 10), ces cellules sont reformées chez l'imago à neuf après la destruction totale de l'hypoderme larvaire. Il paraît en être de même chez les Diptères inférieurs (Vaney, 02). Je pense avoir apporté sur ce chapitre un certain nombre de faits nouveaux.

Errata. Page 21, ligne 22, au lieu de « l'éclosion » il faut lire « la sécrétion de la cuticule ».

Page 17, ligne 23 et page 21, ligne 27, après « métamorphose » il faut ajouter « jusqu'à la sécrétion de la cuticule imaginale ».

ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN ANTÉRIEUR

Chez la larve de la Galéruque, l'intestin antérieur est très court (fig. 1); il ne s'étend de l'orifice buccal que jusque dans

la partie antérieure du prothorax; dans sa deuxième portion, il reste étroit et constitue l'œsophage proprement dit; dans sa deuxième portion, qui commence immédiatement en arrière des ganglions cérébroïdes, l'intestin antérieur se renfle jusqu'au point d'atteindre les dimensions de la section transversale de l'intestin moyen, et forme ainsi une sorte de jabot très court et sphérique. Une petite valvule est située à la limite de l'intestin moyen (fig. 20).

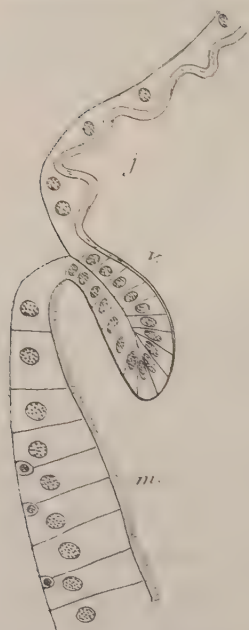


Fig. 20. — Valvule œsophagienne de la larve âgée : *j.* épithélium du jabot; *v.* valvule; *m.* épithélium de l'intestin moyen; *r.* cellules de remplacement, $\times 500$.

L'œsophage présente un certain nombre de plis longitudinaux profonds que je ne m'attarderai pas à décrire; les plis du jabot sont plus nombreux et moins accentués. Dans le jabot l'épithélium est formé de cellules très aplaties présentant peu de vacuoles; leurs noyaux sont arrondis.

Dans l'œsophage les cellules sont moins aplaties et un peu bombées vers la cavité générale.

La valvule est formée (fig. 20) de cellules peu nombreuses et

allongées, chez les jeunes larves les cellules de la valvule sont aplaties et c'est à peine si la valvule se distingue alors d'un pli du jabot. Il n'y a pas d'anneau imaginal œsophagien nettement indiqué. La basale est partout nette, l'intima chitineuse du jabot est lisse; celle de l'œsophage est plus épaisse et porte par endroits (par exemple sur les parties proéminentes de ses plis) de petites épines dirigées en arrière.

Au début de la métamorphose les cellules de la valvule œso-



Fig. 21. — A. valvule œsophagienne de la larve âgée inactive; *a.* intestin antérieur; *l.* épithélium de l'intestin moyen en train d'être rejeté; *r.* cellules de remplacement de cet épithélium. $\times 500$; B. rejet du cytoplasme par les cellules de l'épithélium de l'intestin antérieur; C. différentes formes des produits chromatiques rejetés par cet épithélium. Très agrandi.

phagienne commencent à augmenter en nombre d'une façon très précoce; c'est là le premier signe qui annonce l'approche de la crise nymphale.

Lorsque le volume de la valvule se sera accru jusqu'à un certain degré l'intima chitineuse s'en détache forcément à partir de sa face postérieure (fig. 21); cela se passe chez les larves qui ne mangent plus, mais qui sont encore actives. En même temps différentes sortes de produits apparaissent entre la cuticule et la valvule, produits que je décrirai plus loin. L'intima se sépare ensuite de l'épithélium d'arrière en avant. La lumière du jabot diminue en même temps; les cellules deviennent moins aplaties et enfin cylindriques. Les karyokinèses peuvent se produire dans

n'importe quelle région de l'œsophage, mais elles sont cependant plus nombreuses au voisinage de la valvule; en ce point il se forme de l'épithélium sérié grâce à cette multiplication et grâce à la réduction considérable de la lumière intestinale dans cette région. Quelques cellules très rares sont rejetées dans la lumière de l'intestin antérieur; leur noyau est en chromatolyse.

Étudions à présent les différents produits qui apparaissent entre l'intima et l'épithélium de l'intestin antérieur.

Il y apparaît une quantité innombrable de très petites granulations grisâtres. Ces granulations sont toujours nettement distinctes, ne forment jamais un réticulum et je crois qu'elles correspondent aux particules préexistantes du protoplasma nageant au milieu d'un liquide. Si c'était un coagulum banal d'une substance colloïde, il se présenterait, semble-t-il, sous une forme moins régulière (fig. 21, A, B). Quelle est l'origine de ces granulations? Si l'on examine attentivement la surface des cellules épithéliales on voit que par endroits elle n'est pas plate, mais présente beaucoup de petits mamelons qui ont l'air de se détacher et de former ainsi ces granulations grisâtres.

Quelquefois ce mamelon est plus gros (fig. 21, B) et alors c'est lui qui se désagrège en plusieurs granulations de mêmes dimensions. Il me semble donc probable que ces granulations représentent du cytoplasma rejeté par les cellules épithéliales. Le phénomène présente une analogie avec ce que j'ai déjà décrit à propos des cellules des poils où le cytoplasma se détache de même par petites boules ¹.

Une deuxième catégorie de produits rejetés est représentée par des boules plus ou moins grandes très chromatiques. Leur formation est très difficile à voir².

1. Deegener (04) a décrit un processus analogue pour la portion grêle de l'intestin postérieur de *Cybister* et l'a interprété de la même façon : « ... Die innern Schichten des Plasmas sich etwas von den äussern unterscheiden. Nachdem die Larvenintima aus dem Dünndarm entfernt worden ist, hebt sich diese ganze innere Grenzschicht von dem Epithel ab und zerfällt allmählich in jene Körnchen. (Deegener parle plus haut de « körnelige Reste ».) Diese Abschuppung von Plasmatheilen scheint sich mehrfach zu wiederholen und schliesslich zu der auffallenden Reduktion der Gesamtmasse des Epithels zu führen. Dieses Verhalten hängt sicher mit dem physiologischen Reduktionsvorgang der Epithelzellen zusammen, welche erst zu einem genetisch jüngern, indifferenten Zustand zurückkehren, bevor sie das regenerierte Epithel bilden » (p. 634).

2. D'après Deegener (08), dans l'intestin antérieur de *Malacosoma castrensis* L.,

Une troisième catégorie de produits consiste en formations irrégulières (fig. 21, C) allongées, très chromatiques; les formations apparaissent d'une façon très précoce avant la séparation de la cuticule dans l'œsophage. Quelquefois elles présentent une coloration peu foncée, elles se trouvent alors encore dans le cytoplasma.

Enfin l'épithélium antérieur rejette un nombre considérable de petites granulations réfringentes dont la coloration varie entre le jaune, le brun et le noir. Je crois que le rejet de ces produits multiples n'est qu'une variété du processus d'épuration, les cellules se débarrassent ainsi de certaines substances et se rajeunissent.

C'est probablement par une sorte de *compensation* que les boules autotomiques sont au contraire rares dans l'épithélium de l'intestin antérieur. Cette supposition nous explique les deux faits suivants : l'absence de l'anneau imaginal et la non-localisation des karyokinèses.

Au moment de la sécrétion de l'intima chitineuse de la nymphe, l'intestin antérieur présente un aspect particulier. Dans la région postérieure, où il se formait de l'épithélium stratifié, les noyaux se disposent sur un même rang et comme l'espace est limité, les cellules se groupent par petits bouquets qui présentent en coupe l'aspect d'un éventail, de sorte que tous les noyaux de cette région se trouvent à peu près à la même distance de la surface interne de l'épithélium. Quant aux autres régions de l'intestin antérieur, les cellules sont allongées et ne sont rattachées à la basale que par un court pédicule assez épais. Une vacuole commence à se former dans la portion basale de ces cellules. La cuticule nymphale est lisse et très mince (fig. 22); elle ne présente aucun caractère de spécialisation. La lumière de l'œsophage est presque oblitérée; j'ai représenté schématiquement ses sections transversales particulières à la figure 24, une section est prise dans la région postérieure de l'intestin antérieur, l'autre, dans la région moyenne.

Déjà chez les nymphes à peine écloses l'intima se sépare de

il se forme des boules analogues qui se colorent intensivement par la fuchsine acide. Leur origine est inconnue.

l'épithélium et les cellules recommencent à rejeter les boules chromatiques ou réfringentes (fig. 22). Dans la région postérieure il se reforme de l'épithélium stratifié, dans la région antérieure plus étendue les cellules prennent un aspect particulier

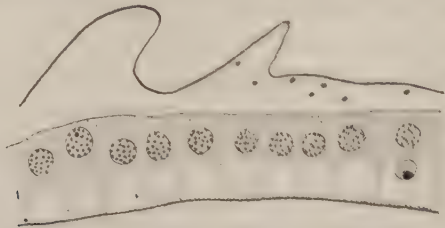


Fig. 22. — Épithélium de l'intestin antérieur de la nymphe à peine éclos. $\times 930$.

représenté à la figure 22. La vacuole que nous avons vue apparaître s'est accrue beaucoup et fait disparaître complètement les espaces intercellulaires. La figure 23 présente deux stades de passage de ces cellules vers les cellules hypodermiques allongées.



Fig. 23. — Cellule de l'hypoderme de l'atrium buccal présentant le passage des cellules épithéliales de l'intestin antérieur vers les cellules hypodermiques. $\times 930$.

Pendant presque toute la durée de la nymphose les cellules de l'intestin antérieur conservent cet aspect; l'émission des boules dans la lumière intestinale est assez intense; les boules autotomiques comprenant de la chromatine et du cytoplasme sont rares. Les karyokinèses sont peu intenses et diffuses. Quant à la section transversale, elle devient peu à peu large et circulaire; dans la partie postérieure l'intestin se renfle beaucoup; l'épithélium sérié de cette région prend l'aspect analogue à celui de

l'autre portion de l'intestin antérieur. Dès le commencement de la métamorphose jusqu'à sa fin l'intestin antérieur est complètement séparé de l'intestin moyen par une cloison formée de deux assises de cellules aplaties dont l'une se continue avec l'épithélium de l'intestin antérieur, l'autre avec celui de l'intestin moyen. Une nouvelle valvule œsophagienne se reforme immédiatement en avant de cette cloison.

L'intima chitineuse imaginale commence à être secrétée au

5^e jour de la nymphose. Les cellules gardent à ce moment leur aspect particulier. La portion postérieure repliée de l'intestin antérieure donnera le jabot de l'imago, la portion antérieure donnera l'œsophage de l'imago avec ses plis longitudinaux profonds. Les dimensions de l'intestin antérieur sont à peu près les mêmes chez la larve et chez l'imago.

L'épithélium du jabot imaginal est aplati (fig. 25); ses cellules sont plus petites que celles du jabot larvaire (fig. 20); c'est le résultat manifeste de la multiplication de ces cellules pendant la

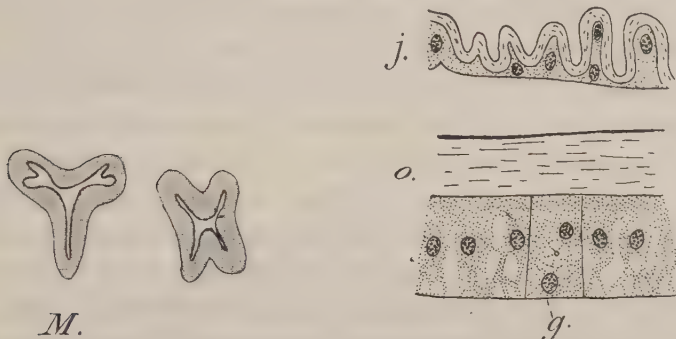


Fig. 24. — Sections transversales de l'intestin antérieur d'une nymphe à peine éclos : P. dans la région postérieure; M. dans la région moyenne. $\times 100$.

Fig. 25. — o. épithélium de l'œsophage; j. épithélium du jabot de l'imago à peine éclos; g. glande. $\times 750$.

nymphose. La paroi du jabot présente de nombreux petits plis irréguliers. Son intima est assez épaisse et lisse.

L'épithélium œsophagien est encore cylindrique et très vacuolaire chez l'imago à peine éclos (fig. 25, o), les vacuoles disparaîtront plus tard et les cellules deviendront aplaties, un peu bombées vers la cavité générale. Il se développe en outre dans cette région des glandes analogues aux glandes hypodermiques (fig. 25, o), le nombre de leurs noyaux varie de 5 à 9.

L'intima de l'œsophage est très épaisse et porte des épines par places.

Si nous jetons à présent un coup d'œil sur les transformations de l'intestin antérieur, nous voyons que l'intestin antérieur larvaire (point de départ) est très semblable à l'intestin antérieur de l'imago (point d'arrivée). Ils présentent la même différenciation en jabot et œsophage; la paroi du jabot possède dans les deux

cas une intima lisse et plissée; l'épithélium du jabot est aplati dans les deux cas. L'intima de l'œsophage est plus épaisse que celle du jabot et porte par places des épines aussi bien chez la larve que chez l'imago. Dans les deux cas l'œsophage présente des plis longitudinaux profonds; les cellules de l'œsophage ont à peu près la même forme chez la larve que chez l'imago, elles sont seulement un peu plus grandes dans le premier cas.

Quant à l'intestin antérieur de la nymphe, il est très différent aussi bien de l'intestin larvaire que de l'intestin imaginal : pas de différenciation en jabot et œsophage, les cellules sont partout cylindriques et présentent un aspect bizarre grâce à leur énorme vacuole basale; les cellules sont tout le temps en multiplication; elles sont dans un état dédifférencié; elles rejettent les différents produits, elles jouent probablement un certain rôle dans l'excrétion, mais on ne peut dire qu'elles aient une forme spécialisée correspondant à l'activité fonctionnelle ordinaire de l'intestin antérieur. Une cloison interrompt complètement la communication avec l'intestin moyen. L'intima ne présente aucune trace de spécialisation, c'est une simple lame anhiste très mince.

Quant à la section transversale de l'intestin antérieur au moment de la mue nymphale, elle est assez particulière, mais je ne crois pas qu'il faille la considérer comme une spécialisation. Le volume total de l'animal se réduit beaucoup au moment de la mue nymphale; la paroi de l'intestin antérieur dépourvue de l'intima résistante subit une pression et elle se plisse de façon que la lumière intestinale est presque oblitérée. Si l'on fait un tube en papier et si on l'écrase peu à peu entre ses mains, on obtient des plis analogues.

En somme, nous voyons que les transformations de l'intestin antérieur présentent *la même allure* que celles de l'hypoderme. *Les cellules de l'épithélium de l'intestin antérieur de la Galéruque passent d'un état spécialisé, à un autre état spécialisé, en subissant une série de transformations et passent par un stade de dédifférenciation.*

L'intestin antérieur de la nymphe n'est qu'un intestin de passage entre l'intestin de la larve et celui de l'imago. Sa structure n'a aucune signification phylogénétique et ne correspond nullement

au rappel de l'intestin antérieur fonctionnel d'une nymphe active ancestrale.

Deegener (04 et 08) et Russ (08) ont étudié la transformation du tube digestif de *Cybister Roeseli*, *Malacosoma castrensis* et *Anabolia lævis*; ils ont constaté que chez les espèces étudiées l'intestin antérieur des nymphes est différent, même très différent, aussi bien de l'intestin antérieur larvaire que de l'intestin imaginal, et ils en ont conclu à l'existence d'un intestin antérieur nymphal spécial. Ont-ils raison?

L'intestin antérieur de la nymphe de *Cybister Roeseli* présente quelques différences anatomiques aussi bien avec l'intestin larvaire que l'intestin imaginal. L'appareil broyeur qui était situé chez les larves dans la région antérieure disparaît; en revanche, dans la partie postérieure la section transversale de l'intestin antérieur a une forme particulière et Deegener regarde cette région comme appareil broyeur de la nymphe. Voici ce qu'il dit (Deegener, 04, p. 530) : « Mann könnte unter Supposition einer phylogenetischen Vorstufe annehmen, die Puppe lebe frei und sei wenigstens zeitweise zur Nahrungsaufnahme befähigt. Unter dieser Voraussetzung könnte der Kauapparat jetzt schon eine andere Gestalt haben, welche ihn zur Fünction befähigte. Die differenzirte innere Plasmagrenze brauchte sich nur in Chitin umzuwandeln, um unter Mitwirkung der äusserst kräftigen, inzwischen neu gebildeten Musculatur die aufgenommene Nahrung wirksam zu bearbeiten. Da aber während der Puppenperiode keine Nahrungs aufnahme stattfindet, würde diese Chitinisirung secundär unterblieben sein, und man könnte verstehen, weshalb zur Zeit der vollen Entwicklung des Puppenepithels im Mitteldarm die innere Auskleidung des Oesophagus eine so merkwürdige Gestalt annimmt. » Chez l'imgo l'appareil broyeur se forme à la place de ce prétendu appareil broyeur nymphal et il est plus naturel de considérer l'appareil nymphal non comme organe indépendant, mais comme ébauche de l'appareil de l'imgo. Deegener admet cela lui-même (p. 530) : « können wir die Bildung des Puppenoesophagus als eine Vorstufe des imaginalen aneehen. » Ensuite il ne faut pas ajouter aux caractères réels les caractères fictifs et bâtir là-dessus ses

conclusions. « Il suffit, dit-il, que l'intima se forme. » Justement tout est là. Elle ne se forme pas et l'on ne peut considérer l'absence de l'intima comme une circonstance secondaire. Ce qui importe surtout dans l'œsophage, au point de vue fonctionnel, c'est l'intima et les muscles qui la font jouer. L'épithélium n'a aucune valeur fonctionnelle, son rôle est seulement de produire cette intima et, chez *Cybister*, non seulement l'intima ne se forme pas, mais même les muscles de l'œsophage ne sont pas fonctionnels pendant la nymphose; ils perdent leur striation d'une façon précoce dans la région postérieure de l'œsophage, plus tardivement dans la région antérieure. Avec Deegener on devrait admettre que chez l'insecte ancestral les muscles seraient remaniés deux fois: d'abord les muscles larvaires se transformeraient en muscles spéciaux nymphaux, ensuite ceux-ci en muscles de l'imago. Cela est peu probable.

Mais ce qui rend surtout peu probable la manière de voir de Deegener, c'est le caractère de l'épithélium de l'œsophage nymphal: *il est sérié, tandis que celui de la larve et de l'imago est simple*. Chez les insectes l'épithélium fonctionnel est toujours simple, il n'est sérié que lorsqu'il prolifère. Nous avons vu, à propos de l'hypoderme et de l'intestin antérieur de la Galéruque, que l'épithélium sérié ne peut sécréter la cuticule, et c'est là que réside la cause réelle de l'absence de l'intima dans l'intestin antérieur nymphal de *Cybister*, et non dans l'atrophie par suite de l'absence d'exercice, comme le pense Deegener¹.

Les noyaux de son épithélium devraient se distribuer préalablement sur le même niveau, et alors la section transversale que Deegener trouve si caractéristique que deviendrait-elle? Elle se modifierait beaucoup.

On devrait ensuite admettre avec Deegener que les insectes ancestraux changeaient deux fois de régime alimentaire, car de

1. Deegener (08, p. 167-168) a constaté plus tard lui-même que l'épithélium en prolifération ne peut sécréter la cuticule, mais la relation entre ces deux faits continue à lui échapper et il donne à sa phrase une expression trop finaliste; il dit: « ... die nymphale Intima, deren Fehlen im Imaginalringabschnitt, der durch die Teilung seiner Zellen an Ausdehnung gewonnen hat, sich aus der Proliferation erklären dürfte, welche die Bildung einer Intima während ihrer Dauer als *unpraktisch* (sic!) erscheinen lässt ».

ces trois états spécialisés de l'intestin (larvaire, nymphal et imaginal), chacun devrait correspondre à un régime spécial.

Je me borne à ces remarques que je juge suffisantes. Il est donc bien plus naturel de regarder l'intestin nymphal de *Cybister* avec son épithélium sérié comme un intestin de passage entre l'intestin larvaire et l'intestin imaginal; et si l'intestin nymphal a jamais été fonctionnel l'intestin nymphal actuel ne lui ressemble en rien.

Il doit en être de même chez *Malacosoma castrensis* (Deegener, 04); l'épithélium de l'intestin antérieur larvaire est aplati, celui de l'intestin imaginal l'est également; au contraire, l'épithélium nymphal est très aberrant, il est cylindrique et même très allongé, les cellules envoient des prolongements libres vers la cavité générale. L'intima nymphale est lisse, mince, non différenciée. Chez *Malacosoma castrensis*, l'épithélium nymphal n'est aussi qu'un passage entre l'épithélium larvaire spécialisé et l'épithélium imaginal spécialisé dans un autre sens. Il est possible que le processus de dédifférenciation dans l'intestin antérieur de *Malacosoma* soit analogue à celui de la Galéruque, — les cellules épithéliales rejettent dans la lumière intestinale des boules colorables par la fuchsine acide; dans l'épithélium il se forme des boules chromatolytiques sans que la dégénérescence des noyaux ait lieu (ces boules représentent peut-être de la chromatine rejetée comme chez la Galéruque); le corps des cellules de l'épithélium œsophagien diminue par suite du rejet des différents produits cytoplasmiques. De même que chez la Galéruque, l'anneau imaginal œsophagien ne joue qu'un faible rôle dans la régénération de l'épithélium de l'œsophage.

Chez *Anabolia lævis*, Russ (08) a également constaté l'existence d'un intestin de passage entre l'intestin antérieur larvaire et l'intestin imaginal, il l'a interprété comme un intestin nymphal spécial. Dans ce cas-là aussi, l'épithélium larvaire aplati ressemble à l'épithélium imaginal, tandis que l'épithélium nymphal est cylindrique. L'intima nymphale est lisse et indifférenciée.

Les transformations de l'intestin antérieur d'autres espèces de Trichoptères étudiés à ce point de vue par Lübben (07) corres-

pondent bien à notre schéma. L'épithélium larvaire et imaginal est aplati, l'épithélium nymphal est haut et cylindrique. Même chez les insectes aussi peu élevés que les Trichoptères il n'y a pas de trace de l'existence de l'intestin antérieur spécial à la nymphe.

ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN MOYEN

L'intestin moyen de la larve âgée de la Galéruque est long (fig. 1), il présente trois branches sur son parcours que j'ai déjà décrit. Comme longueur totale il mesure 14-18 millimètres. La section transversale, à peu près circulaire, varie de dimensions suivant le point considéré. L'épithélium est cylindrique et haut. La hauteur des cellules varie sur un même animal d'une façon irrégulière, de 20 à 40 μ ; la largeur est aussi très variable. Le noyau est arrondi, la chromatine se présente sous forme de granulations. Les cellules ont un plateau strié net (fig. 20). Quant au cytoplasma, son aspect varie beaucoup suivant la phase d'activité cellulaire; tantôt il est finement réticulaire, tantôt largement vacuolaire. De petites cellules de remplacement sont abritées à la base de ces grandes cellules.

Le mode de sécrétion des cellules épithéliales est très compliqué et mériterait une étude spéciale. Je signalerai ici seulement quelques observations faites en passant.

1° Les cellules peuvent expulser à travers le plateau strié une partie de leur contenu, suivant le mode classique décrit par Van Gehuchten (fig. 26, A).

2° Des vacuoles apparaissent à l'intérieur des cellules; ces vacuoles s'unissent l'une à l'autre et paraissent enfin déboucher dans la lumière intestinale et déverser ainsi leur contenu.

3° Des cellules largement vacuolaires peuvent tomber dans la lumière intestinale; leur noyau ne laisse distinguer à ce moment aucune granulation chromatique (fig. 26, B). Je crois aussi qu'une portion de la cellule renfermant des vacuoles peut

se détacher et tomber dans la lumière intestinale, tandis que l'autre portion nucléée persiste.

4° Enfin dans certaines cellules il se forme deux noyaux par division directe : une portion vacuolaire de la cellule renfermant l'un de deux noyaux tombe dans la lumière, tandis que l'autre portion persiste. Je me borne à signaler ces faits qui mériteraient une étude attentive et je passe à l'étude de la métamorphose de l'intestin moyen.

Les premiers changements s'observent dans l'intestin moyen

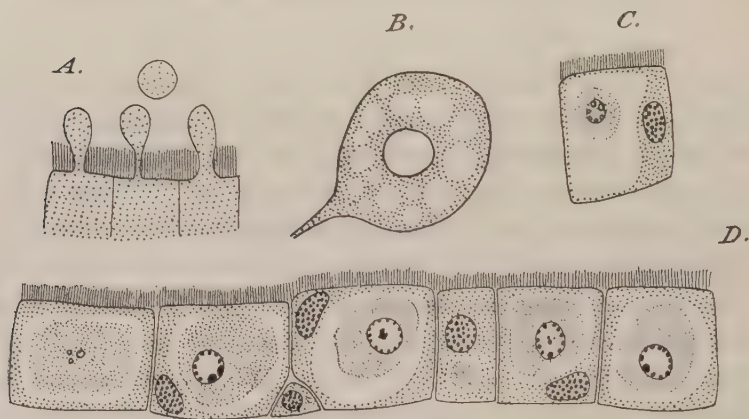


Fig. 26. — A. cellules de l'intestin moyen larvaire pendant la sécrétion; B. une cellule de l'intestin moyen larvaire tombée dans la lumière intestinale; C-D. cellules de remplacement de l'intestin moyen larvaire, qui ont englobé et digèrent les cellules épithéliales de l'intestin moyen larvaire. $\times 1100$.

des larves qui ont cessé de manger. Leurs cellules commencent à diminuer peu à peu de volume jusqu'au point de devenir très aplaties, comme le montre la figure 21, A. Pendant cette réduction le noyau de la cellule reste normal, diminue un peu de taille; le cytoplasma reste normal, vacuolaire. Le plateau strié est toujours net.

En même temps dans la partie postérieure de l'intestin moyen les petites cellules de remplacement commencent à détruire, à la façon de vrais phagocytes, les cellules épithéliales larvaires. Elles envoient des prolongements très minces entre les cellules larvaires et les englobent ainsi. Je n'ai pas vu de cellules ainsi englobées qui eussent le noyau normal, mais comme, d'autre part, je n'ai pas trouvé de cellules non englobées avec le noyau

en chromatolyse, je crois que les cellules larvaires ne présentent des signes de dégénérescence qu'après leur englobement préalable par les cellules de remplacement.

La chromatine des cellules englobées se condense en un petit nombre de grosses granulations réparties à la périphérie du noyau; peu à peu ces granulations deviennent pâles et sont enfin remplacées (fig. 26, C-D) par les petits anneaux pâles, qui finissent par disparaître complètement. Quant au cytoplasma, il se transforme peu à peu en une masse granuleuse grise, de plus en plus pâle, qui diminue continuellement de volume. Il est donc évident que les cellules de remplacement digèrent les cellules englobées; pendant cette digestion leur noyau qui était d'abord situé près de la basale se déplace vers la lumière intestinale; ces cellules forment un étroit plateau strié.

Le fait que les cellules de remplacement détruisent de manière phagocytaire les cellules larvaires paraît bizarre au premier abord, cependant on peut en observer un certain nombre d'autres exemples. Chez certaines larves âgées de la Galéruque, les cellules de remplacement perdent pour ainsi dire pied, se détachent du côté de la lumière intestinale; les cellules épithéliales les englobent et les digèrent. Quelquefois même ces cellules de remplacement ont déjà commencé à grossir (fig. 27).

J'ai observé un autre cas analogue chez une imago âgée de Galéruque où une cellule épithéliale en a englobé une autre (fig. 32,4). J'ai observé le troisième cas semblable dans l'intestin moyen d'une jeune larve d'un autre Chrysomélide, *Altica ampelophaga* L.; une cellule épithéliale en a englobé une autre. Je rapproche de ces faits celui que Karawaiew (99) a observé dans les tubes de Malpighi de *Anobium paniceum*, où certaines cellules englobent les autres pendant la nymphose.

Ce processus phagocytaire de la destruction des cellules épithéliales larvaires commence dans la région postérieure et se propage ensuite peu à peu sur tout l'intestin moyen.

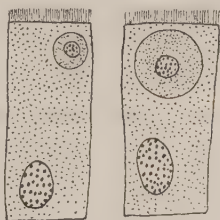


Fig. 27. — Cellules de remplacement englobées par les cellules épithéliales de l'intestin moyen larvaire. $\times 1\ 100$.

Pendant ce temps les cellules de la face postérieure de la valvule œsophagienne¹ se multiplient activement par karyokinèse; elles s'insinuent entre la basale et les muscles circulaires de l'intestin moyen², et refoulent l'ancien épithélium larvaire avec sa basale et ses cellules de remplacement, qui se rejoignent dans la partie antérieure de l'intestin moyen (fig. 21, A), comme pour former un nouvel épithélium. Quant aux anciennes cellules larvaires la réduction de leur volume est à ce moment à son maximum. Le nombre des cellules dérivées de la valvule œsophagienne augmente très rapidement; ces cellules deviennent isolées, libres; elles prennent une forme fusiforme et envahissent de plus en plus l'intestin moyen (fig. 28), tandis que l'ancien épithélium larvaire se reploie en doigt de gant, forme un bouchon et est refoulé de cette façon de plus en plus en arrière. A ce moment la plus grande partie des cellules larvaires sont déjà englobées par les cellules de remplacement.

Ordinairement les cellules fusiformes qui prolifèrent se trouvent immédiatement en avant du bouchon formé par l'épithélium larvaire reployé; mais je ne crois pas qu'elles repoussent par une pression mécanique cet épithélium, d'abord parce qu'elles sont désagrégées, ensuite parce que dans un cas observé l'épithélium larvaire était rejeté avant que les cellules fusiformes remplissent l'espace libre; il se formait de cette façon pour quelques moments un manchon musculaire vide.

La lumière de l'intestin se réduit beaucoup à ce moment; les cellules de la valvule œsophagienne se rejoignent et forment une cloison qui sépare complètement l'intestin antérieur de l'intestin moyen. Avant la disparition de cette communication un certain nombre des cellules de l'épithélium larvaire passent par suite d'un excès de réplétion, dans la lumière de l'intestin antérieur.

1. Dans ma note préliminaire (09) j'ai désigné la valvule œsophagienne comme anneau imaginal sans faire une distinction entre ces deux termes. Il est très difficile de dire si les cellules de la valvule œsophagienne larvaire sont moins spécialisées que celles de l'épithélium de l'intestin antérieur et, par conséquent, de dire si la valvule constitue ou non un anneau imaginal. Le fait que l'intima qui la recouvre est mince, indique plutôt la faible spécialisation de ses cellules.

2. Les fibres circulaires de l'intestin moyen de la larve de la Galéruque sont assez espacées et sont réunies les unes aux autres par un même sarcolemma commun, et formant ainsi une sorte de syncytium musculaire.

En même temps que débutent ces modifications dans l'épithélium larvaire et cette prolifération des cellules de la valvule œsophagienne, l'intestin moyen commence à se raccourcir peu à peu. A un certain moment il s'étend presque en ligne droite

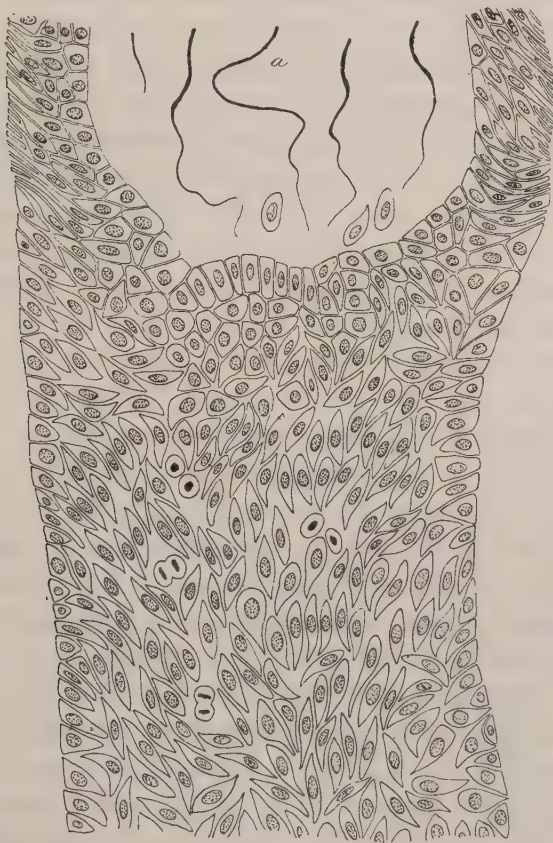


Fig. 28. — Cellules fusiformes dérivées de la face postérieure de la valvule œsophagienne envahissant la lumière de l'intestin moyen; a. intestin antérieur. $\times 500$.

depuis l'intestin antérieur jusqu'à l'intestin postérieur et mesure à peine 3-4 millimètres, c'est-à-dire sa longueur est diminuée de 4 à 5 fois. Les fibres des muscles circulaires qui étaient d'abord largement espacées sont à présent pressées les unes contre les autres, leur section transversale, au lieu d'être ovale ou circulaire, est allongée perpendiculairement à la surface de l'intestin; leur striation a disparu. Les fibres longitudinales sont devenues

plus épaisses; leur sarcolemma est plissé, la striation a disparu sur la plupart des fibres longitudinales, on la distingue encore à peine sur les fibres minces.

Je ne peux pas expliquer ce raccourcissement extraordinaire de l'intestin moyen. La contraction si considérable des muscles longitudinaux, au lieu de l'expliquer, présenterait elle-même un phénomène particulier qui demanderait une explication.

Le raccourcissement de l'intestin moyen doit être déterminé par un ensemble très complexe de causes (diminution du volume total du corps, changement de la forme extérieure, contractions des muscles de l'intestin moyen, diminution du volume de ces cellules, englobement de ces cellules par les petites cellules de remplacement, etc.). Peut-être l'étude comparée des transformations de l'intestin moyen chez différentes *Chrysomélides* nous fournirait elle cette explication.

Au moment où la larve s'apprête à muer, les bords de l'orifice pylorique se rapprochent et se ferment; il se forme ici une cloison dont la face antérieure est formée par les cellules dérivées de la valvule œsophagienne, une autre par les cellules dérivées de l'anneau imaginal pylorique. Au moment de son rejet dans l'intestin postérieur l'ancien épithélium larvaire est déjà absorbé en grande partie; d'abord grâce à la fonte propre de ses cellules que j'ai déjà indiquée et grâce à cette circonstance que les cellules de remplacement digèrent les cellules larvaires après les avoir englobées. L'épithélium subit ainsi une sorte d'« autodigestion ». Il est probable que les cellules de remplacement, après avoir digéré les anciennes cellules épithéliales, sont englobées à leur tour par d'autres petites cellules qui sont restées inactives jusqu'à ce moment. La digestion intracellulaire des cellules épithéliales s'accomplit rapidement, chez une larve encore mobile on peut trouver les cellules épithéliales presque complètement digérées par les cellules de remplacement. Durant tout le processus du rejet de l'ancien épithélium (3-5 jours) je trouve des cellules récemment englobées par d'autres cellules et ces cellules ne présentent pas encore un aspect bien altéré. Les cellules de l'épithélium larvaire sont donc englobées successivement les unes par les autres. Grâce à

ce processus, le nombre des cellules de l'ancien épithélium larvaire et son volume total sont considérablement réduits au moment où cet épithélium est rejeté dans l'intestin postérieur. Au moment de la sécrétion de la cuticule nymphale on trouve dans l'intestin postérieur la masse des cellules rejetées; à la périphérie de cette masse il y a une zone grise homogène assez épaisse insinuée irrégulièrement à l'intérieur de la masse rejetée. C'est l'ancienne basale de l'intestin moyen appliquée plusieurs fois contre elle-même et probablement gonflée jusqu'à un certain degré¹.

Le protoplasma de ces cellules est réticulaire, leurs noyaux gardent d'abord leur aspect normal, enfin ils succombent, les petits par pycnose, les gros par chromatolyse.

Il n'y a pas lieu d'admettre une digestion de ces cellules dans l'intestin postérieur; la réduction considérable de leur masse s'explique suffisamment par ce fait que les cellules sont englobées et digérées successivement les unes par les autres. Aux dépens de quelles enzymes se ferait-elle d'ailleurs cette digestion? d'où proviendraient-elles?

Quand aux cellules fusiformes, elles ont rempli tout l'intestin moyen très raccourci; pendant leur multiplication un petit nombre des vacuoles (généralement deux : une à chaque extrémité) apparaît dans leur cytoplasma d'abord homogène. Je considère que ces vacuoles témoignent des échanges métaboliques actifs qui s'accomplissent à l'intérieur des cellules; nous retrouverons des vacuoles analogues dans d'autres tissus qui prolifèrent activement : pour cette raison j'appellerai ces vacuoles métaboliques.

Au fur et à mesure de cet envahissement de l'intestin moyen, les cellules fusiformes se fixent sur le sarcolemme interne des muscles circulaires qui forme un manchon continu et constituent ainsi un épithélium (fig. 28). Quelques rares cellules rejettent des boules autotomiques. Les phagocytes peuvent immigrer dans cet espace et se trouver mélangés aux cellules

1. J'ai pris d'abord cette basale pour le cytoplasma en partie digéré des cellules épithéliales; en réalité il n'y a pas de digestion proprement dite de ces cellules dans l'intestin postérieur.

fusiformes. Pendant leur prolifération, les cellules fusiformes présentent des dimensions différentes; certaines sont plus petites que les autres; les petites cellules donneront les imaginaires qui seront abritées à la base de l'épithélium nymphal.

Une petite partie des cellules fusiformes reste non employée, se vacuolarise beaucoup et probablement périt bientôt.

Déjà chez les larves prêtes à muer l'intestin a commencé à s'allonger et forme à l'extrémité postérieure une courbe en S peu accentuée. Les cellules épithéliales (anciennes fusiformes)



Fig. 29. — 2° et 3° papilles situées dans la partie antérieure de l'intestin moyen nymphal; c. muscles circulaires. Nymphe à peine éclosée. $\times 700$.

sont hautes à ce moment, leur base est plus étroite que la surface libre, leur protoplasma est vacuolaire. La cavité de l'intestin est remplie pendant toute la nymphose par un coagulum grisâtre qui ne pénètre, à travers la cloison, ni dans l'intestin antérieur ni dans l'intestin postérieur.

Chez les nymphes à peine muées l'aspect de l'épithélium est notablement changé. Dans la partie antérieure l'épithélium est cylindrique; par petits intervalles les cellules sont disposées en papilles (fig. 29), qui présentent en coupe l'aspect d'un éventail.

Ces papilles sont plutôt une sorte de plis transversaux plus ou moins longs. Elles diminuent rapidement de dimensions vers l'arrière et disparaissent enfin (la figure 24 représente la 2° et la 3° papille). Les cellules sont aplaties (fig. 30, 1) dans la région moyenne de l'intestin qui est très renflée. Dans la partie postérieure les cellules sont plus hautes (fig. 30, 2), leurs limites cellulaires bien distinctes à la base s'effacent du côté de la

lumière. Les cellules ont formé un plateau strié qui est assez net dans la partie antérieure et très peu net dans les parties moyenne et postérieure de l'intestin. Là je n'ai pu distinguer qu'une bande grise où l'on voit par endroits quelques stries transversales; probablement ce plateau est très délicat et est très difficile à fixer.

Les cellules des papilles tombent bientôt dans la lumière

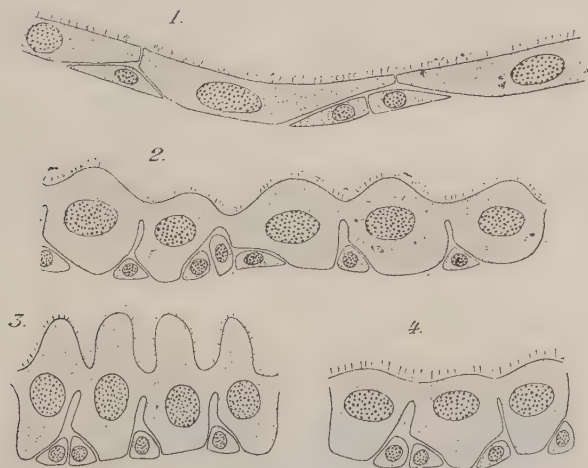


Fig. 30. — Épithélium de l'intestin moyen nymphal : 1. dans la région moyenne de l'intestin; 2, 3 et 4. dans la région postérieure; 1 et 2 proviennent de la nymphe à peine éclosée; 3. de la nymphe âgée de 1 jour; 4. de 2 jours. $\times 1000$.

intestinale; les papilles disparaissent ainsi complètement chez les nymphes plus âgées.

Je ne crois pas que ces papilles aient une signification phylétique quelconque; elles représentent plutôt une production cœnogénétique. Quand la portion moyenne de l'intestin se gonfle, les cellules s'aplatissent; en s'aplatissant elles exercent une pression l'une sur l'autre: il en résulte une pression longitudinale tangentielle sur les parties antérieure et postérieure de l'intestin moyen; la partie antérieure offre probablement moins de résistance et là il se forme des papilles. Ces papilles diminuent de dimensions d'avant en arrière; la pression exercée d'arrière en avant devrait produire cet effet.

J'exposerai en peu de mots les transformations ultérieures de l'intestin moyen. L'intestin moyen s'allonge peu à peu pendant

toute la durée de la nymphose, et chez la jeune imago il atteint à peu près la même longueur que chez la larve âgée (13-15 millimètres). Chez l'imago, l'intestin moyen forme deux boucles dans l'abdomen.

Pendant ce temps l'épithélium évolue aussi. Les cellules cylindriques qui étaient dans la région antérieure s'aplatissent assez rapidement (chez les nymphes âgées d'un jour); les

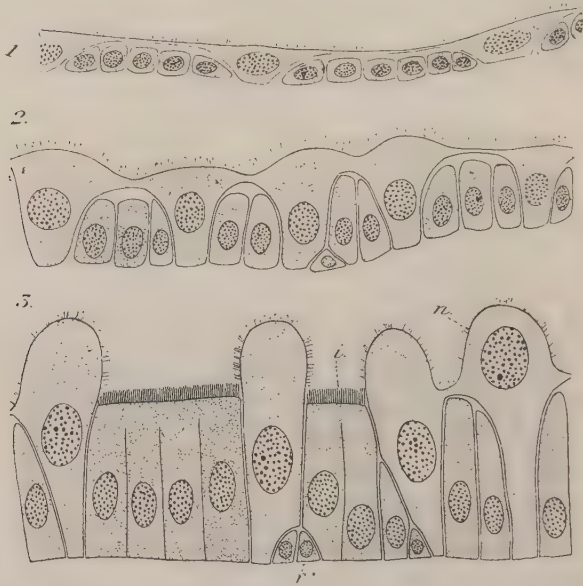


Fig. 31. — Épithélium de l'intestin moyen : 1. chez la nymphe âgée de 4 jours; 2. de 5 jours et 3. de 7 jours. $\times 1000$.

cellules de la région postérieure présentent un mamelon (fig. 30, 3); ce mamelon disparaît plus tard (fig. 30, 4) et ces cellules finissent par s'aplatir elles aussi; de sorte que chez les nymphes de trois jours tout l'épithélium est aplati.

Pendant ce temps les petites cellules se multiplient par karyokinèse sans grandir. Un petit détail intéressant, leur plaque équatoriale, est souvent parallèle à la surface de l'intestin.

Peu à peu le nombre des petites cellules devient très grand; les cellules de l'épithélium nymphal continuent à les abriter tout le temps sous leurs bords qui deviennent très minces et très étalés; les cellules prennent ainsi l'aspect d'un champignon (fig. 31, 1).

Les petites cellules commencent à grandir chez les nymphes âgées de 4-5 jours (fig. 31, 2). Certaines d'entre elles restent petites et constituent les cellules de remplacement de l'épithélium imaginal; dès ce moment l'épithélium de l'intestin moyen nymphal présente ainsi trois sortes de cellules. Les cellules imaginaires s'accroissent de plus en plus, deviennent aussi cylindriques parce qu'elles sont forcées de suivre l'accroissement des cellules imaginaires; chez les nymphes prêtes à se transformer en imago elles deviennent très hautes et cylindriques (fig. 31, 3); leur cytoplasma très vacuolaire tranche nettement sur le cytoplasma homogène peu vacuolaire des cellules imaginaires; par endroits les cellules imaginaires sont encore couvertes par les cellules nymphales et là elles ne présentent pas de plateau strié; par endroits leur surface est déjà libre, et là elles ont produit immédiatement un plateau strié. Un peu avant la mue imaginaire les cellules nymphales tombent dans la lumière intestinale et sont digérées dans l'intestin postérieur; à propos de cette digestion je remarquerai qu'elle doit se faire au moyen des enzymes sécrétées par les cellules imaginaires; et que pendant cette digestion la chromatine des cellules nymphales se cristallise sous forme de lamelles carrées.

L'épithélium de deux cloisons tombe en même temps. Le nombre des cellules de l'épithélium nymphal augmente pendant la nymphose aux dépens de petites cellules. Certaines cellules tombent pendant la nymphose dans la lumière intestinale.

La basale de l'épithélium imaginal n'est formée que vers le moment de l'éclosion de l'imago. L'épithélium de l'intestin moyen n'a pas encore acquis à ce moment ses caractères définitifs. Dans la partie antérieure il est disposé en plis transversaux formés d'un petit nombre de cellules plus hautes (fig. 32, 1); dans la partie métathoracique de la 1^{re} branche de l'intestin il est aplati (fig. 32, 2), plus loin partout il est cylindrique (fig. 32, 3). Chez l'imago âgée, l'épithélium est partout également cylindrique. La disposition particulière qui existe chez la jeune imago rappelle celle qui est réalisée chez la nymphe à son éclosion; et la cause doit en être la même dans les deux cas; la section transversale de la partie métathoracique

de l'intestin moyen augmente rapidement de diamètre au moment de la mue imaginale; les cellules de cette partie s'aplatissent et exercent une pression latérale sur l'épithélium antérieur, qui se dispose en plis transversaux diminuant d'avant en arrière.

En résumé, *l'épithélium larvaire de l'intestin moyen de la Galéruque est rejeté in toto, la basale comprise; il se forme un épithélium nymphal provisoire aux dépens des cellules dérivées de*

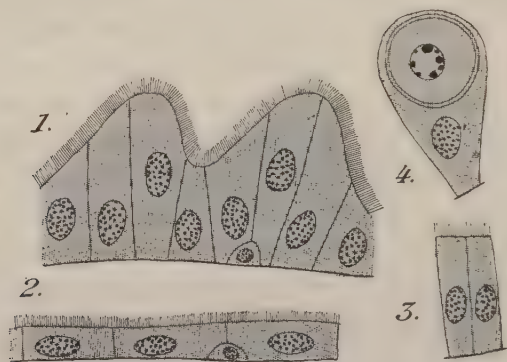


Fig. 32. — 1. épithélium de la région prothoracique de l'intestin moyen de l'imago à peine éclos; 2. épithélium de la portion métathoracique; 3. épithélium des autres portions de l'intestin moyen de l'imago à son éclosion; 4. cellule épithéliale de l'intestin moyen ayant englobé une autre. Imago âgée. $\times 950$.

la face postérieure de la valvule œsophagienne; cet épithélium provisoire est remplacé par un épithélium imaginal définitif formé aux dépens d'une partie des cellules dérivées de la valvule œsophagienne larvaire. Ainsi chez les larves tout l'intestin moyen imaginal est représenté par les cellules de la face postérieure de la valvule œsophagienne et il est curieux de constater le très petit nombre de ces cellules.

Parmi les transformations des organes des insectes la métamorphose de l'intestin moyen commence à être bien connue.

Dans un grand nombre de cas étudiés jusqu'ici on constatait toujours que l'intestin moyen imaginal se forme aux dépens de cellules particulières qui sont tantôt logées à la base des cellules épithéliales larvaires, tantôt localisées dans les cryptes particulières. Nous sommes en droit de considérer le processus de régénération de l'intestin moyen qui existe chez la Galéruque comme

un cas exceptionnel, qui ne se rencontre sans doute que chez un petit groupe de Coléoptères (il est probable que le même processus se passe encore chez *Altica ampelophaga*).

On peut remarquer une certaine analogie de ce mode de régénération de l'intestin moyen avec ce qui se passe pendant le développement embryonnaire des insectes. Chez les Chrysomélides (Lecaillon, 98) l'intestin moyen est formé par les éléments dérivés du stomodœum et du proctodœum. Chez la Galéruque à peu près le même processus de formation de l'intestin moyen se répète probablement ainsi deux fois pendant la vie.

Une relation que ce mode de régénération de l'intestin moyen présente avec l'économie de l'organisme, c'est la désinfection complète de l'intestin moyen. Chez les larves, les cellules de l'intestin moyen sont quelquefois infectées par des bactéries. J'ai trouvé des nymphes où ces bactéries ont passé dans la cavité générale et ont infecté surtout le sarcoplasme des muscles. En rejetant *in toto* l'ancien épithélium larvaire, l'animal désinfecte bien en même temps son intestin moyen, et cette circonstance présente une importance, vu la crise qu'il va traverser. Quelquefois les phagocytes immigrent dans la lumière du manchon musculaire et forment une sorte de follicule qui sépare les cellules fusiformes de l'ancien épithélium larvaire au moment de son refoulement.

La transformation de l'intestin moyen de la Galéruque est intéressante encore sous un autre rapport. Il se forme un épithélium nymphal particulier. Deegener (04) a constaté que chez *Cybister* il se forme un épithélium nymphal particulier qui doit correspondre, pense-t-il, à l'épithélium fonctionnel de la nymphe active d'un insecte ancestral.

Il est clair que chez la Galéruque cet épithélium est une formation purement cœnogénétique; pour s'en convaincre il suffit de se rappeler ses caractères histologiques particuliers et de remarquer que l'épithélium fonctionnel de l'imago et de la larve est régulièrement cylindrique. Si l'on admet même que le processus de la formation de l'intestin moyen de la Galéruque a une certaine signification phylétique, on sera cependant forcé de

penser que l'épithélium nymphal n'a été jamais fonctionnel parce que l'intestin moyen est fermé pendant la nymphose par les cloisons à ses deux extrémités. Quelle est donc la signification de cet épithélium nymphal chez la Galéruque? Pourquoi se forme-t-il?

Les petites cellules embryonnaires de remplacement ne restent à l'état embryonnaire que tant qu'elles ne sont pas en contact avec le milieu extérieur (avec la cavité de l'intestin); aussitôt qu'elles se trouvent en contact avec ce milieu elles devront s'y adapter, se différencier (produire, par ex., un plateau strié). Cette remarque nous fait comprendre le rôle de l'épithélium nymphal : *c'est un épithélium protecteur qui recouvre les petites cellules imaginales et empêche ainsi leur différenciation précoce.* Comme le montre l'exemple de l'épithélium nymphal lui-même, cette différenciation ne conviendrait point aux conditions réalisées chez l'imago. D'ailleurs la forme en champignon à bords très étalés que les cellules nymphales prennent à un moment indique très nettement leur rôle protecteur. A propos de l'épithélium nymphal de *Cybister*, je ferai remarquer d'abord qu'on ne peut attribuer aucune signification phylétique aux caractères de spécialisation des cellules. La différenciation des cellules dépend exclusivement des conditions du milieu ambiant, et peut-on affirmer que les conditions physiologiques de l'existence des cellules des nymphes actuelles qui subissent des changements histolytiques et histogénétiques très compliqués soient les mêmes que chez les nymphes ancestrales qui auraient mené, d'après Deegener, une vie libre sans présenter les processus si considérables de régénération et de dégénérescence? On peut dire que la gastrula de l'Amphioxus correspond à un animal ancestral hypothétique; mais on ne peut affirmer que les caractères histologiques des cellules de la gastrula de l'Amphioxus et celles de cet animal ancestral soient les mêmes. Si l'intestin antérieur nymphal est modifié jusqu'au point d'être privé de sa partie la plus essentielle qui est l'intima, avec d'autant moins de raison peut-on affirmer que les caractères spécifiques de l'épithélium nymphal de *Cybister* soient en relation quelconque avec ceux de l'épithélium hypothétique nymphal

ancestral. La présence du plateau strié dans l'intestin nymphal de *Cybister*, qui manque aussi bien à l'intestin larvaire qu'à l'intestin imaginal, est un caractère cœnogénétique acquis grâce aux conditions particulières dans lesquelles se trouve l'épithélium nymphal¹.

Il faudrait admettre autrement que l'animal ancestral subissait deux changements considérables de régime alimentaire, cela est peu probable.

On ne peut donc attribuer de l'importance qu'au fait pur et simple du rejet d'un épithélium et à la formation d'un autre. Or, chez *Cybister*, lorsque l'épithélium larvaire est rejeté, il s'en forme d'abord un autre à caractères peu différenciés que Deegener appelle provisoire; celui-ci est bientôt rejeté et il se forme un troisième épithélium que Deegener appelle nymphal. Pourquoi est-ce celui-là qui correspond à l'épithélium nymphal ancestral et pas l'autre? Pourquoi ne pas admettre le contraire? Ce fait qu'il y a deux mues épithéliales au lieu d'une seule ne prouve-t-il au contraire qu'il n'y a aucune relation nécessaire entre le rejet de l'épithélium de l'intestin moyen et celui de la cuticule? L'épithélium de l'intestin moyen est rejeté lorsque les caractères spécifiques de ses cellules ne correspondent plus aux conditions du milieu; la cuticule est rejetée lorsque l'animal change de forme ou de dimensions; ces deux processus peuvent coïncider ou non.

Quant à la mue épithéliale imaginale de *Cybister*, l'épithélium nymphal est rejeté avec sa basale, donc les mues nymphales et imaginale ne sont pas équivalentes, comme le remarque Deegener lui-même. Ce fait souligne encore le caractère cœnogénétique du processus qui se produit dans l'intestin moyen pendant la nymphose. Supposons que chez *Cybister* ancestral l'épithélium nymphal devenait directement imaginal et que chez *Cybister* actuel, grâce à certaines conditions, la basale de l'épithélium nymphal doit être éliminée, elle entraînerait nécessairement l'épithélium. Ce rejet présente un caractère en quelque sorte autotomique; je le rapproche

1. En effet, tandis que la présence de l'intima chitineuse dans l'œsophage est le caractère le plus constant, le plateau strié manque au contraire souvent dans l'intestin moyen des différentes espèces.

volontiers du processus observé par **Russ** chez *Anabolia lavis*; il y a là une mue nymphale typique, une partie de l'épithélium nymphal passe à l'imago; une autre forme un bourrelet circulaire qui se détache avec sa basale et ses muscles et il est ainsi rejeté. C'est à tort que **Russ** identifie ce processus bizarre à une mue épithéliale imaginale; le processus observé par lui est tout différent des mues épithéliales normales et constitue un rejet autotomique d'une partie de la paroi de l'intestin.

Chez *Malacosoma castrensis*, d'après les observations de **Deegener** (08), il n'y a qu'une seule mue épithéliale nymphale, il est obligé d'admettre que l'épithélium qui se forme chez la nymphe est un épithélium *imaginal*. Il en va de même chez *Tenebrio molitor*, **Rengel** (96), *Bombyx mori* **Verson** (05) et chez *Anabolia lavis* qui est cependant un insecte inférieur. Que devient à présent cette loi de corrélation entre les mues cuticulaires et épithéliales?

N'est-il pas plus simple d'admettre qu'il n'y a pas de lien nécessaire entre ces deux sortes de mue?

Chez les larves des Fourmis d'après les observations de **Pérez** (03), il n'y aurait point de mues larvaires; les cellules s'accroissent d'une manière continue depuis l'éclosion de la larve jusqu'à la métamorphose. Les observations relatives aux mues épithéliales larvaires, **Mobüsz** (97), **Verson** (05) ne sont pas en nombre suffisant pour nous permettre de conclure à la généralité de ces mues.

Les conclusions de **Deegener** sont basées sur cette supposition toute gratuite que la nymphe ait autrefois existé librement; avec autant de raison (et même plus, comme je le pense), on peut regarder la nymphe comme un stade de repos intercalé provoqué par la divergence des structures de la larve et de l'imago. Dans cette dernière supposition les cas d'*Anabolia*, de *Bombyx*, de *Tenebrio* et de *Malacosoma* seraient faciles à comprendre et l'on pourrait les considérer comme des cas primaires.

Quant à l'épithélium nymphal, son existence chez la Galéruque est une circonstance nettement cœnogénétique; chez *Formica rufa* (**Pérez**, 31) l'épithélium nymphal présente d'une façon passagère le plateau strié qui disparaît ensuite. **Pérez** a considéré

avec raison ces modifications comme étant « en rapport avec l'absorption du contenu du ventricule ».

Quant à l'épithélium nymphal de *Cybister*, son intestin nymphal présente des caractères cœnogénétiques si nets (absence de l'intima dans l'œsophage, double mue épithéliale au début de la nymphose, rejet de l'épithélium avec sa basale) qu'on ne peut pas attribuer une signification phylogénétique à son épithélium nymphal¹.

1. Pérez (10) a constaté que chez *Calliphora*, après le rejet de l'épithélium larvaire de l'intestin moyen, un certain nombre de cellules de remplacement sont aussi rejetées et elles forment le « tissu réticulaire qu'il identifie à l'épithélium nymphal de *Cybister* ». Il est singulier de voir l'épithélium nymphal être rejeté au moment même de la mue nymphale; si l'on veut il est bien plus naturel de comparer le tissu réticulaire de *Calliphora* à l'épithélium provisoire de *Cybister*, qui tombe à peine formé pour être remplacé aussitôt par l'épithélium nymphal. Verson (05) a trouvé le rejet analogue des cellules de remplacement au moment de la mue nymphale de *Bombyx*; et je crois volontiers avec lui que ce sont des cellules avortées qui n'ont aucune signification phylétique. En général les cas d'avortement des cellules ne sont pas rares dans la plupart des proliférations de tissus.

VI

ÉPITHÉLIUM DE L'INTESTIN POSTÉRIEUR

L'intestin postérieur s'étend depuis le pylore jusqu'à l'anus en décrivant une petite boucle au début (fig. 1). D'après la structure histologique de ses parois on peut distinguer quatre portions.

L'épithélium de la première portion qui comprend la branche descendante de la boucle est formé de petites cellules aplaties à noyau de forme variable qui mesure 3-4 μ . A la partie antérieure de cette portion se trouve un petit amas de cellules cylindriques qui constituent une sorte d'anneau imaginal pylorique. L'intima chitineuse est peu épaisse et porte de très petites épines. La section transversale de cette portion est circulaire, mais la paroi présente de nombreux petits plis irréguliers. La musculature comprend les muscles circulaires internes et les longitudinaux externes. Chez quelques individus cette portion avec ses muscles est invaginée dans l'intestin moyen et forme une sorte de valvule pylorique. La deuxième portion présente la même section transversale et les mêmes plis, mais les cellules sont plus grandes, et elles sont bombées vers la cavité générale, le noyau est sphérique ou ovale, mesure 7-10 μ . Vers la partie postérieure de cette portion commencent à s'individualiser 6 plis plus ou moins accentués selon les individus.

De la partie antérieure de cette deuxième portion part un cæcum étroit dont la paroi est formée des mêmes cellules que celle de la 2^e portion, et c'est à son fond que débouchent 4 tubes de Malpighi. La musculature est la même que dans la première portion. La 3^e portion est formée par la partie antérieure de la dernière branche descendante de la boucle; elle pré-

sente 6 larges plis longitudinaux, son épithélium est formé à peu près des mêmes cellules que celui de la 2^e portion, la cuticule est plus épaisse. Le noyau est un peu plus petit. Mais ce qui différencie cette portion des autres c'est qu'elle est entourée d'un manchon continu de tubes de Malpighi que je décrirai plus loin, de sorte que la paroi de cette troisième portion comprend



Fig. 33. — I, épithélium larvaire de la 2^e portion de l'intestin postérieur. — II, paroi de la 3^e portion de l'intestin postérieur à sa limite avec le rectum; e, épithélium; c, muscles circulaires; M, tubes de Malpighi contournés; c², enveloppe conjonctive des tubes de Malpighi; t, trachées; L, larve âgée. $\times 930$.

de la partie interne vers la partie externe : 1^o l'intima chiniteuse ; 2^o l'épithélium ; 3^o six faisceaux de muscles longitudinaux dont chacun correspond au cul-de-sac d'un des 6 plis externes ; 4^o les muscles circulaires dont les fibres sont assez espacées et sont réunies par un sarcolemma commun ; 5^o les tubes de Malpighi avec leur enveloppe formée de petites cellules (fig. 34).

On connaît déjà plusieurs cas de liaison aussi intime entre les tubes de Malpighi et une portion de l'intestin postérieur. Chez la larve d'*Anthrenus verbasci*, d'après Möbusz (97), et chez *Anobium paniceum*, d'après Karawaiew (99), une partie des tubes de Malpighi est enclavée dans l'intestin terminal sans former un manchon continu. Metalnikoff (08) a décrit chez

Galleria melonella une disposition analogue à celle qui existe chez la Galéruque, et j'admettrai volontiers avec Metalnikoff que cette portion de l'intestin postérieur joue un rôle particulier dans l'absorption des aliments et que les tubes de Malpighi qui forment un manchon continu retiennent les substances inutiles ou toxiques que l'épithélium a laissé passer. Il est probable qu'un

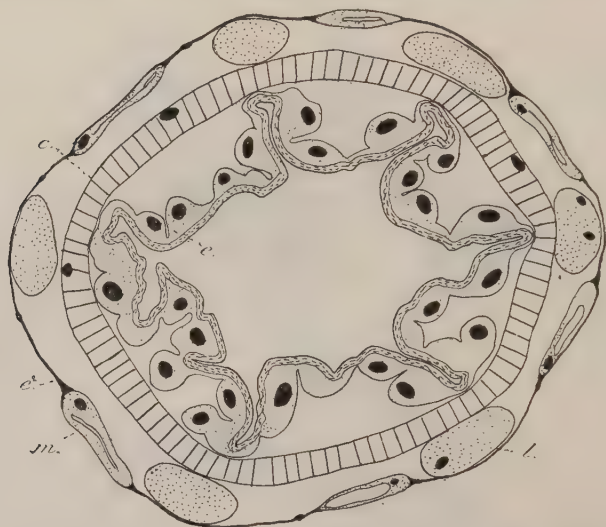


Fig. 34. — Section transversale de la portion antérieure de la 3^e portion de l'intestin postérieur : *c.* muscles circulaires; *e.* épithélium; *e'*. enveloppe conjonctive; *m.* tube de Malpighi; *l.* muscles longitudinaux; larve âgée. $\times 300$.

rôle particulier est dévolu aux cellules de cette portion; comme nous le verrons, les évolutions des cellules de la deuxième et de la troisième portion sont différentes et on peut déjà chez les larves âgées actives remarquer certaines différences entre les cellules de ces deux portions. Ainsi dans les cellules de la 2^e portion les vacuoles sont groupées surtout du côté de la cellule qui regarde la lumière intestinale et souvent une grande vacuole se trouve dans cet endroit (fig. 33, I); au contraire dans la 3^e partie ces vacuoles sont distribuées surtout du côté de la basale. Cependant leur distribution est moins régulière et on peut les trouver dans n'importe quelle région de la cellule; elles sont généralement plus petites et plus nombreuses (fig. 35, II). Enfin les granulations chromatiques sont un peu

plus petites et un peu moins serrées dans les noyaux des cellules de la 2^e portion que dans la 3^e.

La 4^e portion constitue le rectum, qui est formé de cellules aplaties, plus petites, un peu bombées vers la cavité générale (fig. 35, A). Le noyau mesure 5 μ , la chromatine est grenue, le cytoplasma est homogène et ne renferme que peu de vacuoles. La paroi forme 6 larges plis profonds qui se touchent presque;

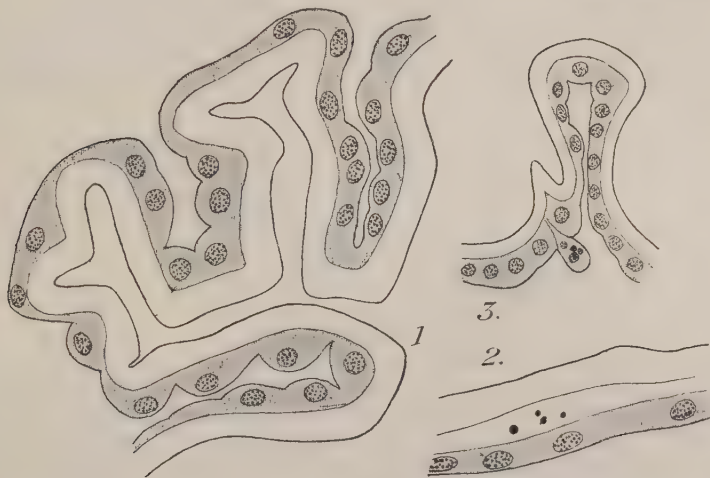


Fig. 35. — Epithélium du rectum : A. chez la larve âgée active (une moitié de la section transversale); B. chez la larve inactive (coupe longitudinale passant par le fond d'un pli); C. chez l'imago. $\times 950$.

l'intima est lisse et épaisse; de petites glandes à plusieurs noyaux débouchent dans le rectum par un canalicule intracellulaire; ces glandes sont peu nombreuses et je n'ai pas étudié leurs transformations. Le rectum ne possède que les puissants muscles circulaires disposés sur trois couches.

Les changements qui s'accomplissent dans l'épithélium de la larve âgée qui a cessé de manger sont assez délicates. Tout d'abord il semble qu'il se fait un remaniement de la chromatine au moins dans les cellules de la 3^e portion. La chromatine de ces cellules est représentée chez les larves actives par un certain nombre de granulations à peu près identiques. Le noyau commence à augmenter de volume, en même temps la chromatine se condense en un nombre plus réduit de granulations plus grosses.

Le noyau diminue ensuite de volume, il passe par minimum; à ce moment les grosses granulations chromatiques sont pressées les unes contre les autres et donnent au noyau un aspect très chromatique; ensuite le noyau augmente de volume; le nombre des granulation s'accroît et chacune devient plus petite.

Cette évolution du noyau se termine vers le moment de la mue nymphale.

Il est possible qu'un remaniement de la chromatine se fasse dans les autres portions de l'intestin postérieur, mais les variations du volume de ces noyaux, du nombre de leurs granula-



Fig. 36. — Epithélium du rectum de la nymphe âgée de 4 jours (deux côtes de la section transversale qui a la forme d'un hexagone presque régulier). $\times 950$.

tions chromatiques sont si peu considérables qu'il est difficile de les noter.

Pendant ce temps, dans la région pylorique, le nombre des cellules a augmenté un peu et il se forme même ici un petit anneau d'épithélium sérié.

Quant aux autres changements, ils ne sont pas considérables. Peu à peu d'avant en arrière les cellules épithéliales commencent à s'allonger. Chez les nymphes prêtes à éclore, les cellules de la 1^{re} portion sont allongées, cylindriques et plus minces à la base. Il y a donc des espaces intercellulaires. Quant à la 2^e portion, les cellules s'allongent dans la partie antérieure, elles sont devenues trapézoïdes, leur base est plus mince que la surface interne. Les cellules sont moins allongées dans la partie postérieure.

Les cellules de la 3^e et 4^e portion sont encore aplaties, mais elles ne sont plus bombées, elles sont limitées du côté interne et externe par les surfaces parallèles. La 3^e portion est distendue par l'épithélium rejeté de l'intestin moyen.

Chez la nymphe à peine muée la lumière de l'intestin postérieur est presque complètement oblitérée. La section transversale présente partout 6 plis profonds qui se touchent presque. L'intima est très mince, elle se sépare bientôt de l'épithélium.

Les cellules sont partout cylindriques; des espaces intracellulaires sous forme de fentes étroites existent dans la 2^e et 3^e portion, ces espaces disparaissent bientôt.

Les karyokinèses sont très fréquentes pendant les premiers 3 jours de la nymphose dans toutes les quatre régions. Toutes les cellules rejettent dans la lumière intestinale différents pro-

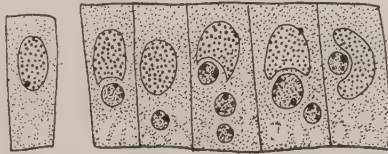


Fig. 37. — Rejet des boules autotomiques par l'épithélium de la 3^e portion de l'intestin postérieur. Nymphe de 66 heures. $\times 1100$.

duits sphériques chromatiques ou non, analogues à ceux rejetés par l'hypoderme et l'intestin antérieur. C'est le rectum qui en rejette le plus; il en rejette même avant la mue nymphale (fig. 35, B); c'est la 3^e portion qui en rejette le moins.

En revanche les cellules de la 3^e région rejettent beaucoup de boules autotomiques (fig. 37); certaines granulations de la chromatine commencent à s'agglomérer et forment peu à peu plusieurs grosses granulations qui sont rejetées dans le cytoplasma; elles s'entourent immédiatement d'une portion du cytoplasma; ces boules sont logées au moment de leur formation dans une excavation du noyau. Ce processus est identique à celui qui se produit dans l'hypoderme ou dans d'autres tissus; ce n'est que la forme des produits rejetés qui varie. Le processus doit avoir la même signification que je crois avoir établie à propos de l'hypoderme. Ici également j'ai trouvé une cellule en karyokinèse qui renfermait encore une boule autotomique.

Les boules autotomiques sont plus rares dans le rectum mais elles sont assez fréquentes; elles sont au contraire très rares dans les cellules de la 1^{re} et de la 2^e portion. Malgré leur aspect histologique très semblable, les cellules épithéliales de la 2^e et

de la 3^e portion, présentent des différences considérables dans leurs évolutions; les premières peuvent passer directement à un état non différencié, les secondes doivent rejeter beaucoup de leur substance et subir préalablement un remaniement de la chromatine. Il est probable que les cellules de la 3^e portion jouent un rôle particulier et elles doivent être plus spécialisées que les cellules de la 2^e portion.

Pendant ce temps la section transversale de l'intestin postérieur s'élargit peu à peu; chez les nymphes âgées de 3-4 jours elle prend partout la forme d'un hexagone régulier à côtés concaves. Les vacuoles qui ont été présentes dans les cellules disparaissent ou se groupent à la base des cellules; chez les nymphes âgées de 3-4 jours une énorme vacuole se forme à la base des cellules. Les cellules du rectum prennent un aspect représenté à la figure 36. La 3^e portion présente un aspect analogue, mais les cellules sont moins hautes et ressemblent davantage à celles de l'intestin antérieur (fig. 22). Au milieu des côtes de l'hexagone les cellules sont hautes et la vacuole est énorme, les cellules latérales diminuent de hauteur, leur vacuole se réduit; aux angles de l'hexagone les cellules sont aplaties et sont dépourvues de vacuole. La 1^{re} portion présente le même aspect, mais seulement ses cellules sont plus petites.

Quant à la 2^e portion, elle rappelle beaucoup par sa section transversale et par la forme de ses cellules la 3^e portion; les cellules sont de même plus hautes au milieu des côtes de la section transversale qui est régulièrement hexagonale, aplaties aux angles de cette section. Mais la vacuole manque généralement, quelques cellules ont une vacuole soit du côté de la basale, soit du côté opposé.

L'évolution des cellules du cæcum est toujours la même que celle de la 2^e portion de l'intestin postérieur (karyokinèses, allongement cylindrique des cellules, etc.).

C'est à cet état que les cellules de l'intestin postérieur commencent à sécréter l'intima imaginale au 5^e jour de la nymphe. La vacuole disparaît peu à peu, les cellules s'aplatissent en même temps. Chez la jeune imago les cellules sont partout aplaties, dans le rectum certaines cellules restent encore vacuo-

laïres. Partout les cellules prennent à peu près le même aspect qu'elles avaient chez la larve âgée. Elles sont aplaties dans la 1^{re} région, aplaties et bombées dans les trois autres régions. Mais leurs dimensions sont plus petites, les noyaux de la 1^{re} région ont 3 μ , de la 2^e et de la 3^e 5-6 μ , de la 4^e 3-4 μ . La chromatine est partout sous forme de granulations. L'intima est assez mince dans la 1^{re} portion, elle ne porte pas des épines. Dans d'autres régions la cuticule est assez épaisse (fig. 38, I). Dans le rectum il se forme 6 larges plis; partout ailleurs la section transversale ne présente que de petits plis irréguliers. De nouvelles petites glandes se forment dans la paroi du rectum (fig. 35 C).

Les dimensions de différentes portions de l'intestin postérieur sont les mêmes chez l'imago et chez la larve.

En résumé l'intestin postérieur

présente la même évolution que l'intestin antérieur; il passe de l'état larvaire à l'état imaginal en traversant un stade de différenciation.

L'évolution de l'intestin postérieur retarde de 2-4 jours sur celle de l'intestin moyen. Cette différence n'est pas difficile à expliquer; l'intestin antérieur ne fonctionne point dès le début de la métamorphose; l'intestin postérieur doit encore évacuer l'épithélium larvaire rejeté, ce qui arrive 3-4 jours après le début de la métamorphose. Tandis que l'intestin antérieur revient de bonne heure à un état non différencié, l'intestin postérieur doit conserver quelque temps la forme fonctionnelle.

Ce qui indique très nettement que l'épithélium des intestins antérieur et postérieur passe par un stade de différenciation, c'est que tandis que chez la larve et l'imago on distingue 6 régions différenciées présentant des caractères histologiques particuliers (2 dans l'intestin antérieur et 4 dans l'intestin postérieur), chez la nymphe ces 6 régions sont très semblables l'une à l'autre: les cellules (leur taille mise à part) ont partout le même aspect,

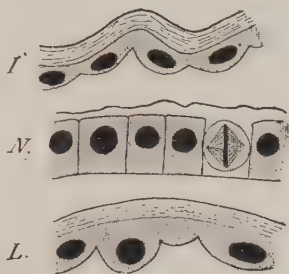


Fig. 38. — Schéma de l'évolution de l'épithélium de la 3^e portion de l'intestin postérieur; L. larve âgée; N. jeune nymphe; I. imago. $\times 700$.

l'intima chitineuse est partout la même. Ce n'est point une simple hypothèse que de dire que la nymphe de la Galéruque n'a ni intestin antérieur ni intestin postérieur spécialisé, c'est la constatation d'un fait. Les transformations de l'intestin postérieur de *Malacosoma castrensis* sont analogues à celles que nous venons d'étudier. Deegener (08) distingue plusieurs portions distinctes dans l'intestin postérieur de la larve âgée : 1° anneau imaginal postérieur formé de l'épithélium très haut; 2° une région dont l'épithélium est aplati, et est dépourvu de la basale; 3° un sphincter formé des cellules globuleuses, dont l'intima porte des épines; 4° un intestin grêle dont la paroi très plissée est formée de l'épithélium aplati; 5° un rectum formé également de l'épithélium aplati.

Dans l'intestin postérieur imaginal on peut également distinguer plusieurs portions : 1° une portion formée de cellules cylindriques ou irrégulières; 2° un intestin grêle dont l'épithélium aplati ressemble, d'après Deegener, à l'épithélium larvaire; 3° une portion dont les cellules présentent un autre aspect et renferment d'énormes espaces vides intracellulaires (« die intracytären Hohlräume »); 4° une portion où ces espaces deviennent de plus en plus rares et moins développées, l'épithélium est aplati; 5° une région caractérisée par le développement des glandes rectales; 6° une région « post-cæcale », où les cellules sont plus hautes et les noyaux plus gros; 7° un rectum.

Chez la nymphe au contraire on ne distingue aucune région différenciée dans l'intestin postérieur. Dans la région de l'anneau imaginal les cellules sont serrées les unes contre les autres; dans la région suivante les cellules présentent des caractères très particuliers, que Deegener décrit de la façon suivante (08, p. 144) : « Die (les cellules de la portion antérieure) sind stark in die Länge gestreckt unter Verkürzung der Nebenachsen, hängen nur mit ihren Oberflächen unter der nymphalen Intima zusammen und erstrecken sich im übrigen frei in die Leibeshöhle hinein, um hier und da dünne Fortsätze in die Pleura zu entsenden. » Quant aux autres portions, il dit (08, p. 145) :

« Indem man den Enddarm nach hinten verfolgt, gelingt es nicht mehr, zwischen den einzelnen Darmabschnitten eine

scharfe Grenze festzulegen. Im wesentlichen wiederholen sich die Verhältnisse des zweiten Darmabschnittes hinten, indem die der Intima angefügten Zellen mit freiem, mehr oder minder gestrecktem, bald schankem, bald mehr abgerundetem Körper sich frei in die Leibeshöhle erstreckende Fortsätze in die Pleura entsenden. » Ce n'est que dans la partie antérieure de l'intestin grêle que les cellules sont moins allongées; elles prolifèrent d'ailleurs assez activement.

Non seulement l'intestin postérieur nymphal de *Malacosoma* représente un tube non différencié en portions particulières, mais même l'épithélium de l'intestin antérieur ressemble à ce moment beaucoup à celui de l'intestin postérieur. Voici comment Deegener (08, p. 65-66) décrit l'épithélium de l'intestin antérieur : « Das Epithel des frühern Kropfabchnittes ist dem Oesophagusepithel gegenüber namentlich durch die sehr erhebliche Streckung der Mehrzahl seiner Zellen ausgezeichnet. (Les cellules de l'œsophage sont devenues plus petites ayant perdu une partie de leurs substances P.). Ihre Seitenflächen sind in der Regel ebenfalls durch verschieden weite Interzellularräume getrennt, ihre Basis ist seltner abgerundet, der Regel pseudopodienartig lang ausgezogen, und die Ausläufer der einzelnen Zellen setzen sich entweder untereinander oder mit der umbiegenden Muskulatur in Verbindung. » « Die Zellen sind hier (am Ende des Kropfes P.) weniger stark gestreckt als in den vordern Kropftpartien, erscheinen im allgemeinen stärker gefärbt (Säurefuschin), und ihre schwächer färbbare Oberflächenschicht zeigt nicht das feinfilzige Aussehen, welches die gleiche Schicht der vordern Kropftpartien charakterisiert. An der Basis laufen auch hier die Zellen oder Zellencomplexe in strangförmige Ausläufer aus, welche sich untereinander verbinden und ein die Basalmembran vertretendes weites Maschenwerk bilden. »

Donc non seulement les différences s'effacent entre les différentes parties spécialisées de l'intestin postérieur, mais même entre les intestins antérieur et postérieur. Deegener dit même, qu'une figure qui se rapporte à l'œsophage peut nous remplacer l'aspect de l'intestin grêle pendant un moment de ses transformations. Déjà cette seule constatation peut nous suffire pour

affirmer que l'épithélium de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur se trouve dans un état dédifférencié, qu'il ne peut pas être appelé « épithélium nymphal » au même sens qu'on dit « épithélium larvaire » ou « imaginal ». D'autres arguments s'y ajoutent : ainsi l'épithélium de l'intestin grêle larvaire ressemble à celui de l'intestin grêle imaginal, il est aplati dans les deux cas ; tandis que chez la nymphe cet épithélium présente des caractères très particuliers qui viennent d'être indiqués, en outre ses cellules se multiplient assez activement par mitose.....

Les transformations de l'intestin postérieur de *Bombyx mori* (Verson, 05) présentent la même allure. Chez la larve et l'imago l'épithélium de l'intestin postérieur est aplati, et l'on peut distinguer 3 régions distinctes ; chez la nymphe il n'y a pas de régions différenciées dans l'intestin postérieur et l'épithélium est cylindrique.

Chez les Trichoptères d'après Lübben (07) l'épithélium de la région pylorique de l'intestin postérieur est aplati chez la larve et l'imago, il est cylindrique chez la nymphe. Dans la région postérieure la paroi épithéliale devient plus épaisse chez la nymphe, elle est plus mince chez l'imago.

Chez *Anabolia lævis* les choses se passent d'une façon analogue. Russ (08) distingue dans l'intestin postérieur de cette espèce quatre portions : 1° un sphincter pylorique ; 2° un intestin grêle formé de l'épithélium aplati ; 3° un gros intestin formé de l'épithélium plus large que haut (40-45 μ sur 50-60 μ) ; 4° un rectum formé de l'épithélium aplati. Chez la nymphe l'épithélium du rectum et de l'intestin grêle devient cylindrique ; quant à l'épithélium du gros intestin, qui n'était pas bien aplati chez la larve, il devient cubique chez la nymphe.

Chez l'imago l'épithélium du rectum et du gros intestin s'aplatit ; l'épithélium de l'intestin grêle est cylindrique chez la jeune imago ; Russ ne dit pas ce que devient cet épithélium chez l'imago âgée, peut-être il finit par s'aplatir aussi ; il ne faut pas croire que les changements internes des insectes se terminent au moment de la mue imaginale. Dans l'intestin postérieur d'*Anabolia lævis* il se produit donc la même chose que chez la Galéruque : l'épithélium larvaire ressemble à l'épi-

thélium imaginal, il ne se transforme pas directement en celui-là, mais passe par un état où il se distingue aussi bien de l'épithélium larvaire que de l'épithélium imaginal. C'est une transformation continue qui s'accomplit en un temps et non en deux, comme **Russ** est incliné de le penser.

Chez *Cybister Ræseli* les transformations de l'épithélium de l'intestin postérieur sont plus compliquées que dans les cas que nous venons d'examiner. Les caractères spécialisés des cellules dépendent des conditions du milieu. Généralement, comme nous l'avons vu, l'épithélium larvaire se transforme en l'épithélium imaginal d'une façon continue en passant par un stade particulier où il devient ordinairement plus haut. Chez *Cybister Ræseli* il en est un peu autrement : le corps jaune, qui est de l'épithélium rejeté de l'intestin moyen larvaire et provisoire, n'est pas éloigné du tube digestif au moment de la mue nymphale, comme cela a lieu chez d'autres insectes ; il passe par l'intestin postérieur de la nymphe et exerce sur son passage une excitation fonctionnelle sur l'épithélium de cet intestin en interrompant ainsi son évolution continue. **Deegener** distingue trois portions dans l'intestin postérieur de *Cybister* : une région pylorique, un intestin grêle et un rectum. La région pylorique est courte, elle présente 6 plis longitudinaux, l'épithélium ne laisse pas distinguer les limites cellulaires, mais il est à peu près cubique, l'intima porte des épines. Au début de la métamorphose les plis commencent à se réduire, l'épithélium devient haut et cylindrique. Une mince intima est sécrétée chez la nymphe. L'épithélium devient moins haut. Cette diminution de la hauteur des cellules et la réduction des plis devraient s'accomplir d'une façon continue. Mais à ce moment le corps jaune exerce une excitation fonctionnelle, la réduction des plis s'arrête, l'épithélium devient plus haut, une nouvelle intima est sécrétée au lieu de la deuxième qui est rejetée. Lorsque le corps jaune disparaît, les plis recommencent à se réduire, l'épithélium devient plus bas (il reste tout le temps cylindrique) ; les cellules reviennent à un stade dédifférencié, rejettent l'intima sécrétée sous l'influence de l'excitation fonctionnelle et sécrètent une troisième. La lumière de l'intestin devient circulaire à un moment, ensuite les plis

longitudinaux réapparaissent, l'épithélium devient un peu plus haut; chez l'imago il paraît être moins haut.

L'interruption de l'évolution continue de l'épithélium provoquée par l'excitation fonctionnelle est assez nette dans ce cas. Cette supposition nous explique la triple mue que **Deegener** laisse non expliquée.

L'intestin grêle de la larve âgée est formée de grosses cellules. Avant la mue nymphale ces cellules rejettent leur partie supérieure dans la lumière (p. 46) et deviennent très aplaties. Chez la nymphe les cellules deviennent larges et cylindriques, elles absorbent la partie digérée du corps jaune.

Après la résorption du corps jaune les plis disparaissent, les cellules redeviennent aplaties; chez l'imago les cellules sont larges et cylindriques. Il me semble plus naturel d'attribuer l'interruption de l'évolution de cet épithélium à l'excitation produite par le corps jaune que d'invoquer l'épithélium hypothétique des nymphes ancestrales. **Deegener** attribue lui-même à la présence du corps jaune le retard dans l'évolution de cette région sur celle de l'intestin moyen.

L'épithélium larvaire du rectum et du cœcum est aplati. Chez la jeune nymphe il est cylindrique. Ce moment coïncide avec la formation de l'épithélium nymphal dans les régions antérieures de l'intestin et c'est pour cette raison que **Deegener** appelle cet épithélium nymphal. (D'après ce que nous avons déjà vu, cet épithélium cylindrique doit représenter un stade de différenciation.) Ce n'est que plus tard que le corps jaune passe dans le rectum et produit ses excitations; l'épithélium devient aplati, il prend ainsi sa forme réellement fonctionnelle.

Mais comme le moment de la formation de l'épithélium fonctionnel aplati du rectum ne coïncide pas avec le moment de la formation de l'épithélium fonctionnel dans la région antérieure de l'intestin postérieur (et l'on comprend bien pourquoi), **Deegener** n'attribue aucune signification à cet épithélium aplati et fait jouer le rôle de l'épithélium nymphal à un épithélium cylindrique. Ensuite l'épithélium reprend sa forme de passage, il devient cylindrique pas très haut; chez la jeune imago l'épithélium est cylindrique, mais il subit plus tard une réduction sur laquelle

Deegener n'insiste pas. En résumé l'épithélium larvaire de l'intestin postérieur de la Galéruque, des Trichoptères, de *Bombyx*, de *Malacosoma* se transforme en l'épithélium imaginal en passant par un stade de dédifférenciation. Chez la nymphe de *Cybister Roeseli* il se forme un épithélium fonctionnel particulier; cette formation est provoquée par les excitations exercées par le corps jaune. Il vaut mieux choisir cette simple explication que de chercher la cause dans le rappel ancestral mystérieux de ce qui s'est passé il y a des milliers de siècles. On peut parler de la signification phylétique d'organes ou des dispositions anatomiques dont l'existence dépend généralement de corrélations assez stables de l'organisme. Mais chercher la signification phylétique dans les caractères passagers de la différenciation cellulaire, voilà ce qui me paraît problématique. On ne peut guère le faire dans l'embryogénie normale, on a encore moins de raison de le faire dans le développement post-embryonnaire où les facteurs cœnogénétiques prédominent davantage que dans le développement embryonnaire. Dans ce dernier cas c'est au moins le point de départ (œuf) qui est plus ou moins semblable chez les différents animaux, tandis que dans le développement post-embryonnaire des insectes, les points de départ et les points d'arrivée varient d'une espèce à l'autre.

VII

TUBES DE MALPIGHI

Les 4 tubes de Malpighi partent du cæcum de l'intestin postérieur, remontent vers l'avant du corps, redescendent en arrière, deviennent plus étroits et enfin s'appliquent sur les parties antérieure de la 3^e portion de l'intestin postérieur; là certains d'entre eux se bifurquent; il se forme 6 tubes qui cheminent vers l'arrière dans les intervalles entre 6 muscles longitudinaux; bientôt ces tubes se ramifient davantage et entourent l'intestin d'un manchon complet qui se termine à la limite du rectum. Avec **Metelnikoff** j'appellerai cette portion des tubes de Malpighi tubes contournés. Les tubes de Malpighi de la Galéruque présentent donc deux portions distinctes qui diffèrent par leur parcours topographique anatomique, par leur structure histologique et par leur transformation pendant la nymphose. J'étudierai d'abord cette portion des tubes de Malpighi qui baigne librement dans la cavité générale.

Ces tubes sont formés chez les larves âgées (fig. 39, I) de cellules volumineuses qui proéminent irrégulièrement dans la lumière assez réduite du tube; le cytoplasma présente un réticulum très délicat et très varié. Il n'y a pas de bordure en brosse. Le noyau est gros, globuleux; sa chromatine se présente sous forme de très petites granulations. Les produits sécrétés ont un aspect annulaire.

Entre les gros noyaux sont disséminés par-ci par là de petits noyaux (fig. 39, I), on ne distingue aucun cytoplasma individualisé autour d'eux. D'ailleurs les limites des grandes cellules ne sont pas distinctes non plus. Les tubes sont entourés par des

fibres musculaires qui décrivent des spires autour d'elles. Les noyaux de cette enveloppe conjonctivo-musculaire sont appliqués contre la face externe des tubes de Malpighi. Ces fibres musculaires sont la continuation des muscles circulaires du cæcum. Les tubes de Malpighi sont ainsi entourés par les deux



Fig. 39. — I. tube de Malpighi de la larve âgée; n. noyau imaginal; f. fibre musculaire. — II. tube de Malpighi au début de la métamorphose. Le cytoplasma des cellules larvaires qui remplit uniformément le tube n'est pas représenté. $\times 700$.

sarcolemmes interne et externe de ces fibres, il est difficile de dire s'ils ont leur basale propre. Des trachées pénètrent entre les deux sarcolemmes, mais ne vont pas plus loin.

Au début de la métamorphose les petits noyaux individualisent autour d'eux une portion de protoplasma homogène un peu chromatique qui tranche nettement sur le protoplasma réticulaire des grandes cellules; pour un observateur non prévenu ces petites cellules paraîtraient au premier abord être immigrées à partir de la cavité générale. En réalité ces cellules ont la même

signification et la même origine que les grandes cellules. Chez les larves les plus jeunes (1 mm. 25) on distingue (fig. 40) parmi les noyaux des tubes de Malpighi certains noyaux plus petits; ceux-ci restent petits pendant toute la vie larvaire et n'entrent en activité qu'au début de la métamorphose; au contraire, d'autres noyaux sont fonctionnels pendant la vie larvaire et ils grossissent beaucoup.

Les petites cellules commencent à se multiplier par mitose, gagnent le milieu des tubes et deviennent fusiformes. Une ou



Fig. 40. — Tube de Malpighi chez la larve de 1 mm. 25; n. noyaux imaginaires. $\times 700$.

deux vacuoles apparaissent à chaque extrémité de ces cellules fusiformes, ce sont des vacuoles métaboliques très semblables à celles qui existent pendant leur prolifération dans les cellules fusiformes dérivées de la valvule œsophagienne.

Quant aux grosses cellules larvaires, leur corps diminue d'abord de volume, le protoplasma se rétracte sur lui-même et quelquefois cette rétraction est telle que les cellules s'isolent. Plus tard le protoplasma des cellules devient diffluent et les cellules se rejoignent de nouveau (fig. 39, II). Le réticulum du

cytoplasma des grandes cellules change continuellement; ces changements ne sont pas commodes à décrire exactement et ils ne paraissent pas présenter un grand intérêt. Quant au noyau, il conserve au début ses caractères normaux, ensuite sa chromatine devient moins régulièrement grenue; les granulations sont un peu plus serrées dans certains points que dans d'autres, ce qui donne à l'œil l'impression de petits grumeaux. Ensuite les noyaux subissent la chromatolyse, la chromatine se condense en un petit nombre d'amas compacts irréguliers ou sphériques. Cette dégénérescence des noyaux commence un peu avant la mue et se continue encore pendant quelques heures.

Un petit nombre des grandes cellules qui avoisinent le cæcum peuvent être éliminées directement sans subir la chromatolyse; ces cellules s'étirent en forme de larmes très allongées et tombent dans le cæcum.

Les petites cellules alignées bout à bout forment une file presque rectiligne qui traverse l'ancien tube de Malpighi en rejetant les noyaux larvaires à droite et à gauche (fig. 39, II). Ces noyaux bombent l'enveloppe conjonctive vers la cavité générale, se détachent enfin et tombent dans cette cavité. Quelquefois ces boules de dégénérescence sont englobées par les phagocytes, mais cela est très rare; comme les tubes de Malpighi circulent au milieu du corps gras, ce sont presque exclusivement les cellules grasses qui les englobent, comme nous le verrons ultérieurement (p. 109).

Il semble que rarement certains gros noyaux, qui sont le moins spécialisés, prennent part à la prolifération des petites cellules, car il m'est arrivé de trouver 4 ou 5 fois des plaques équatoriales notablement plus grandes que celles des petits noyaux (fig. 39, II).

Quant au cytoplasma des cellules larvaires, sa plus grande partie reste enfermée dans la tunique conjonctivo-musculaire des tubes de Malpighi; les jeunes cellules fusiformes se nourrissent surtout à ses dépens. Le nombre de ces cellules s'accroît très vite, elles se fixent sur l'enveloppe conjonctive, se rejoignent par leurs prolongements pseudopodiformes et englobent dans les mailles de ce réseau le cytoplasma des cellules larvaires (fig. 41); peu à peu elles le résorbent. Les cellules se disposent peu à peu en tube régulier cylindrique. Leur accroissement ultérieur ne présente pas grand intérêt.

Chez la jeune imago, les noyaux arrondis des cellules des tubes de Malpighi atteignent 6-7 μ de diamètre, le diamètre de la section transversale des tubes mesure 20-25 μ . Mais leur évolution n'est pas terminée chez l'imago âgée leur diamètre devient 3 fois plus grand, il atteint 60-65 μ , c'est-à-dire presque les mêmes dimensions que celles des tubes de la larve âgée, mais les noyaux restent petits, ils mesurent 8-9 μ . Le cytoplasma est très vacuolaire, ces vacuoles commencent à



Fig. 41. — Tube de Malpighi chez la jeune nymphe. $\times 950$.

apparaître chez la jeune imago. Ces tubes possèdent une enveloppe conjonctivo-musculaire dont j'ignore l'origine; l'enveloppe larvaire est remaniée pendant la nymphose.

Cette formation des tubes imaginaux de Malpighi aux dépens de petites cellules n'a pas encore été constatée. Pendant la métamorphose des insectes les tubes de Malpighi sont tantôt détruits : Hyménoptères : **Karawaiew** (98), **Anglas** (01), **Pérez** (02), **Docters Van Leeuwen** (08); *Eristalis*, **Vaney** (02) et sont formés de nouveau; tantôt ils persistent : *Simulia*, *Chironomus*, *Psychoda* **Vaney** (02); *Heterogenea limacodes* **Samson** (08), *Calliphora erythrocephala* **Pérez** (10) et passent de la larve à l'imago en subissant ou non des remaniements de leur structure intime. Chez *Anobium paniceum*, d'après **Karawaiew** (99), cette portion des tubes de Malpighi qui est enclavée dans l'intestin postérieur passe inaltérée de la larve à l'imago; dans la portion libre quelques cellules dégénèrent et sont englobées et digérées par d'autres cellules qui persistent. Ce dernier mode de transformation est très analogue à celui des tubes libres de la Galéruque, avec ces deux différences que chez la Galéruque les cellules imaginales sont différenciées dès le début de la vie larvaire, tandis que chez *Anobium* cette différenciation ne s'observe pas et que chez la Galéruque les cellules imaginales n'englobent que le cytoplasme des cellules larvaires, tandis que chez *Anobium* les cellules larvaires sont intégralement englobées par les cellules imaginales. *A priori* on peut supposer que lorsqu'une portion des tubes de Malpighi est enclavée dans la paroi de l'intestin postérieur elle sera remaniée sur place, parce qu'elle doit avoir le même parcours chez l'imago que chez la larve. En effet chez *Anobium paniceum* (**Karawaiew**, 99) une partie des tubes de Malpighi est enclavée dans l'intestin postérieur et là les tubes sont reformés sur place, certaines cellules englobent et digèrent les autres. Il en est de même chez la Galéruque. Chez *Altica ampelophaga*, une partie des tubes de Malpighi est enclavée dans l'intestin postérieur et là également j'ai constaté la présence de petits noyaux parmi les gros noyaux des tubes libres. Il doit y avoir quelque chose d'analogue chez *Galleria melonella* où une partie des tubes de

Malpighi entourent l'intestin postérieur (**Metchnikoff**, 08).

Je passe à présent aux tubes contournés de Malpighi. Comme je l'ai déjà dit, ces tubes n'entourent complètement la 3^e portion de l'intestin postérieur que dans sa partie postérieure; ces tubes sont d'abord assez étroits, ils deviennent plus larges là où il se forme un manchon continu (fig. 33 et 34). Presque tous leurs noyaux sont de même taille (fig. 33, II), mais certains d'eux sont plus petits et proéminent dans la cavité générale; la lumière du tube envoie un diverticule qui rend très mince la paroi de cette cellule. Cette disposition intéressante doit faciliter les échanges osmotiques entre la cavité générale et les tubes de Malpighi.

Le cytoplasma de ces cellules est homogène, très finement réticulaire, il prend bien l'éosine; sa bordure interne présente une coloration particulière (couleur de chair) et son réticulum paraît être encore plus fin. La chromatine des noyaux est en forme de granulations.

Dès que ces tubes s'appliquent sur l'intestin postérieur il se forme autour de cet intestin extérieurement par rapport aux tubes de Malpighi une mince enveloppe formée de petites cellules; vers la partie postérieure cette enveloppe est plus épaisse (fig. 33, II). Les trachées pénètrent en abondance dans cette enveloppe. En passant sur les petites cellules proéminentes du tube de Malpighi cette enveloppe s'amincit beaucoup et de cette façon ne gêne guère les échanges osmotiques de ces tubes avec la cavité générale; tous les échanges doivent se faire à travers cette petite cellule proéminente, car ailleurs l'enveloppe conjonctive est assez épaisse.

Cette enveloppe est limitée par une membrane anhiste aussi bien vers le dedans que vers le dehors; cette membrane se continue sur toutes les faces des tubes de Malpighi en s'insinuant entre eux; en réalité les cellules de cette enveloppe entourent complètement les tubes de Malpighi, seulement tous leurs noyaux et la majeure partie de leur cytoplasma restent groupés du côté externe des tubes.

En avant, les petites cellules sont en continuation directe avec les cellules conjonctivo-musculaires qui entourent les tubes libres de Malpighi, et leur signification paraît être claire

ici; ce sont les mêmes cellules conjonctives qui entourent les tubes libres de Malpighi, leur disposition est seulement un peu modifiée, elles sont en outre dépourvues de fibres musculaires.

A la limite du rectum les petites cellules affectent une disposition particulière : elles paraissent se fixer sur la cuticule de l'intestin, qui devient très mince à ce point et réfracte fortement la lumière, de sorte que ce point fait d'abord l'impression d'une pore qui n'existe pas en réalité.

Quelquefois au lieu des 4 tubes de Malpighi il n'y en a que 3 ou 2 qui s'appliquent sur l'intestin postérieur, mais cela ne change pas la disposition des tubes contournés. Quant aux tubes libres de Malpighi qui ne se sont pas appliqués sur l'intestin postérieur, ils s'appliquent quelque part sur les muscles de l'intestin moyen, traversent ces muscles et se terminent immédiatement sous l'épithélium par une calotte de petites cellules. Ces terminaisons ne sont pas rares; il est probable qu'elles constituent une anomalie et que ces tubes de Malpighi se sont pour ainsi dire égarés pendant le développement embryonnaire.

Au début de la métamorphose des changements remarquables se font aussi bien dans les noyaux que dans le cytoplasme des tubes contournés.

Les transformations du noyau sont parallèles et synchroniques à ceux des noyaux de l'épithélium de la 3^e portion de l'intestin postérieur. Les granulations de la chromatine deviennent plus grosses et moins nombreuses, le noyau augmente d'abord, ensuite diminue de volume; les grosses granulations chromatiques sont alors serrées les unes contre les autres et donnent au noyau un aspect très chromatique. Le volume du noyau augmente ensuite, les granulations chromatiques deviennent plus nombreuses et plus petites.

Quant au cytoplasma, sa bordure interne est frappée de dégénérescence; elle présente une coloration jaune verdâtre qui tranche très nettement avec les portions externes de la cellule qui est très réduite et qui présente une coloration violet rosé. A ce moment le volume du noyau est à son minimum (fig. 42, 1). Les vacuoles apparaissent à la limite entre les

zones verte et violette (fig. 42, 2), la zone verte se sépare ainsi de la zone violette et s'agglomère en une masse verte à l'intérieur du tube. Elle est résorbée ensuite peu à peu, elle se creuse de vacuoles (fig. 42, 3); dans la zone violet rosé des vacuoles apparaissent également et elles sont probablement en relation avec la résorption de la masse verte.

Au fur et à mesure de sa résorption, la masse verte devient grisâtre de plus en plus pâle, son volume diminue, elle disparaît

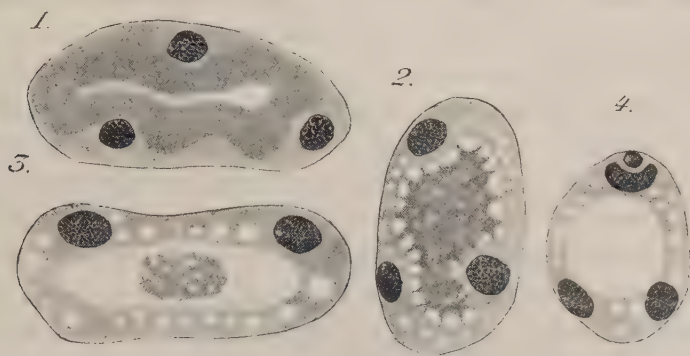


Fig. 42. — Rejet par les tubes de Malpighi de la couche cytoplasmique interne; 1, 2 et 3, larve âgée inactive; 4, jeune nymphe. $\times 950$.

complètement dans la plupart des tubes au moment de la mue nymphale. La lumière des tubes est large à ce moment, leur paroi est mince (fig. 42, 4). Ainsi les cellules des tubes contournés de Malpighi rejettent une portion de leur corps et la résorbent ensuite. Un des gros noyaux des tubes contournés s'approche du petit noyau proéminent qui s'était rétracté à ce moment dans la paroi du tube; le gros noyau coiffe en calotte le petit noyau pendant presque toute la nymphose.

Chez les nymphes de deux jours les cellules des tubes contournés se multiplient assez activement par mitose. Ces mitoses ne doivent pas nous surprendre : ayant rejeté une portion de leur substance, les cellules ont passé à un état dédifférencié.

Pendant la nymphose certaines cellules rejettent une portion de leur cytoplasma sous forme de masse verte.

Le rejet de la chromatine ne paraît pas être constant, je l'ai trouvée dans quelques noyaux d'une nymphe âgée de 3 jours

les granulations rejetées n'ont pas été entourées avec du cytoplasma distinct.

Le cytoplasma des tubes reste très longtemps vacuolaire; il devient homogène vers la fin de la nymphose; chez la jeune imago le protoplasma prend mal l'éosine, la bordure interne commence à se différencier, le petit noyau proémine dans la cavité générale de la même façon que chez les larves âgées. Les gros noyaux sont ovales, mesurent 8-9 μ , la lumière du tube est étroite et sa section est de 16-18 μ . Chez l'imago âgée la bordure interne nettement différenciée se colore en rose chair, le reste du cytoplasma qui entoure le noyau en violet rosé. La lumière du tube est plus large et la section transversale assez variable mesure 20-30 μ . Le noyau ovale mesure 10-15 μ . L'enveloppe externe formée de petites cellules présente le même rapport que chez la larve.

Le processus décrit du rejet de la bordure interne cytoplasmique présente une certaine analogie avec ce qui se passe dans les tubes de Malpighi de *Calliphora* (Pérez, 10). Pendant la nymphose une partie des substances de ces cellules se concrète sous forme d'amas sphéroïdaux qui seront résorbés plus tard.

Le rejet de la bordure interne présente en outre une analogie avec quelques phénomènes de sécrétion. Ainsi dans l'épididyme de *Lacerta agilis* (Prenant, Bouin, Maillard, 04) toute la partie supérieure des cellules se détache pendant la sécrétion en entraînant les produits élaborés.

VIII

GLANDES SALIVAIRES

Les glandes salivaires sont représentées chez la larve de la Galéruque par deux longs tubes cylindriques non ramifiés qui débouchent dans le vestibule buccal à la base de la 1^{re} paire de maxilles. Les glandes sont formées chez les larves âgées de cellules hautes assez étroites (fig. 43). Les cellules sont plus

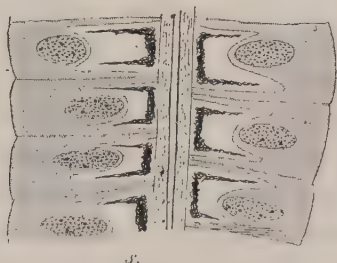


Fig. 43. — Glande salivaire; s. contenu coagulé de la vacuole. Larve âgée active. $\times 700$.

larges, moins hautes dans la partie antérieure de la glande. Vers sa base la cellule présente une vacuole énorme qui renferme quelquefois un coagulum; le noyau proémine dans cette vacuole, il est recouvert d'une mince couche cytoplasmique; le noyau est allongé perpendiculairement au canalicule de la glande. Le canalicule présente une section circulaire ovale, sa paroi est assez épaisse. La basale et les limites cellulaires sont nettes. Le cytoplasma prend bien l'éosine, il est presque homogène, très finement réticulaire. Parmi les granulations chromatiques du noyau certaines sont plus grosses que les autres.

Les glandes salivaires présentent les premières modifications bientôt après le début de la nymphose. Le cytoplasma cesse de

prendre bien l'éosine et commence à prendre une teinte grisâtre. De petites vacuoles apparaissent dans le cytoplasma qui le rendent peu à peu réticulaire. En même temps des petites boules cytoplasmiques se détachent de la paroi vacuolaire; ces boules ne sont pas très nombreuses; comme aspect et comme coloration elles rappellent les boules cytoplasmiques qui se forment dans les cellules des poils. La vacuole diminue de volume et enfin disparaît complètement (fig. 44); quelquefois les cellules deviennent encore plus aplaties qu'elles ne sont représentées sur la figure. Le noyau reste normal.

Quelquefois il se forme au milieu du cytoplasma des glandes

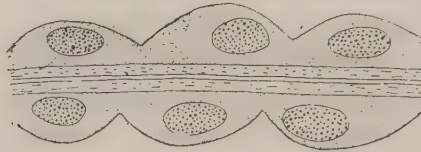


Fig. 44. — Glande salivaire. Larve âgée inactive. $\times 700$.

salivaires de portions colorées en jaune verdâtre qui rappellent ce qui se passe dans les tubes contournés de Malpighi.

Les glandes disparaissent par phagocytose; les phagocytes peuvent les attaquer à un moment très variable. Nous trouvons ici des faits semblables à ceux que nous avons constatés à propos des glandes larvaires hypodermiques à trois noyaux. Cependant je n'ai pas trouvé de cas de phagocytose des glandes tant qu'elles ont encore leur aspect normal. Si ces cas existent, ils doivent être très rares et il faudrait examiner un nombre très considérable de préparations pour les trouver. Les phagocytes peuvent attaquer les glandes au moment où celles-ci présentent encore leur vacuole, mais leur cytoplasma est déjà vacuolaire et peu éosinophile. Les phagocytes peuvent attaquer les glandes plus tard lorsqu'elles seront modifiées davantage ou à un autre moment. Même, comme nous l'avons vu, la modification de ces cellules peut aller assez loin avant que les phagocytes les attaquent.

Quant à la phagocytose, elle se fait de la manière suivante. Les phagocytes affluent d'abord aux glandes et deviennent

plus abondants autour d'elles. Ils sont plus ou moins allongés, émettent un ou deux pseudopodes, ce qui indique qu'ils se déplacent activement.

Avant d'atteindre la cellule glandulaire, ils émettent à la fois plusieurs pseudopodes et s'accolent aux cellules; ils agissent ensuite d'une façon variable. Tantôt ils restent à la surface de la cellule et détachent un morceau de cytoplasma qu'ils englobent; tantôt ils pénètrent à l'intérieur de la cellule, leur protoplasme devient indistinct; on ne voit que le noyau du phagocyte; le protoplasma des cellules glandulaires n'est plus réticulaire à ce

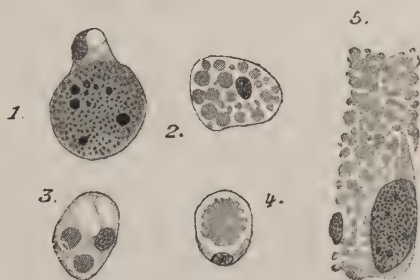


Fig. 45. — 1-4. différents types de Körnchekügeln provenant des glandes salivaires; 5. une cellule de la glande salivaire attaquée par un phagocyte. $\times 1100$.

moment, mais comme composé de nombreuses petites boules de taille différente. Il est probable que le phagocyte insinue son protoplasma dans le cytoplasma de la cellule glandulaire et provoque ainsi sa fragmentation en petites boules (fig. 45, 5). Ce n'est qu'après qu'il les englobe (fig. 45). Souvent on trouve des cellules salivaires dont le protoplasma est fragmenté en boules sans voir les phagocytes. On pourrait penser que le cytoplasma se désagrège lui-même en boules, qu'il dégénère avant l'attaque des phagocytes. Il est difficile de repérer, dans la série des coupes, les tranches successives d'une même cellule, car les éléments sont petits, les contours varient beaucoup et les points de repère manquent, mais lorsque cela était possible j'ai trouvé le noyau du phagocyte dans les cellules qui paraissaient dégénérer spontanément.

Quant aux noyaux des cellules salivaires, comme ils ne sont pas protégés par une épaisse enveloppe cytoplasmique, ils sont attaqués tantôt avant la destruction totale du cytoplasma, tantôt

après. La chromatine du noyau englobé se condense aussitôt en un petit nombre de boules. Le noyau reste normal au moment où les phagocytes englobent son cytoplasma et on peut voir même des phagocytes qui détachent un morceau du cytoplasma et sont logés dans une excavation du noyau. Il est probable que le noyau de la cellule est attaqué; pendant qu'il présente son aspect normal, il semble même qu'il peut être détruit par portions. Souvent, dans une cellule attaquée, on voit à côté du noyau normal une boule qui renferme deux ou plusieurs granulations chromatolytiques. On peut quelquefois trouver dans le voisinage de ce noyau des phagocytes dont le cytoplasma est indistinct, et il me semble probable que c'est le phagocyte qui a détaché un petit morceau au moyen de ses pseudopodes, tandis que le reste du noyau garde son aspect normal. Il est possible cependant, lorsqu'il est dépourvu de son cytoplasme ou lorsque le phagocyte lui a arraché un trop grand morceau, que le noyau subisse quelquefois une chromatolyse pour ainsi dire spontanée.

Car je n'ai pas trouvé toujours la présence du noyau du phagocyte dans les boules de dégénérescence; il est possible que quelquefois ce soient les granulations chromatolytiques qui masquent le noyau du phagocyte. Quelquefois les boules de dégénérescence sont englobées par les cellules grasses; celles-ci ne peuvent englober le noyau de la cellule qu'après qu'il est tombé dans la cavité générale étant dépouillé par les phagocytes de son cytoplasma. Il est probable que dans ce cas-là la chromatolyse du noyau précède son englobement par les cellules grasses. J'ai représenté à la figure 45, 2-4, différents aspects de körnchenkügeln renfermant des débris des cellules salivaires. Tantôt le phagocyte englobe dans une vacuole tous les produits saisis, alors son cytoplasma est distinct; tantôt il entoure individuellement chaque petite boule englobée avec son cytoplasma qui est alors indistinct. La figure 45, 3, présente un état intermédiaire entre ces deux cas, le phagocyte n'a englobé qu'un petit nombre des boules et chacune d'elles est renfermée dans une vacuole particulière; le cytoplasme du phagocyte est alors distinct.

La phagocytose des glandes salivaires est généralement

terminée vers le moment de la mue nymphale. Quelquefois un petit nombre de cellules salivaires se trouve encore chez la nymphe.

Quant au canalicule de la glande, il persiste quelque temps après la destruction des glandes et disparaît ensuite, je ne sais pas comment. Il est formé d'une substance claire et homogène et cette circonstance rend très difficile l'étude de sa destruction.

Chez les nymphes âgées de 3 jours, on voit apparaître à la base de la première paire de maxilles un petit bourgeon formé par invagination de l'hypoderme. Les cellules de ce bourgeon se multiplient rapidement par karyokinèse; chaque cellule émet bientôt un prolongement grêle (fig. 46) (chimiotropisme?), une vacuole métabolique, analogue à celles que nous avons vues déjà apparaître à la base de ce prolongement. Ce tube se ramifie plusieurs fois et produira ainsi la glande salivaire ramifiée de l'imago, qui est localisée exclusivement dans la tête. Chez la jeune imago la différenciation des nouvelles glandes n'est pas terminée, leur diamètre transversal mesure 13-15 μ , le cytoplasme est homogène, le noyau est ovale, allongé tangentiellement et mesure 5-6 μ . Chez l'imago âgée le diamètre transversal mesure 25 μ ; les cellules sont cylindriques, assez larges, elles présentent des vacuoles de même caractère que chez la larve âgée, le noyau allongé à présent radiairement (8-7 μ) proémine de la même façon dans la vacuole. Le canalicule rappelle aussi beaucoup celui des glandes larvaires. La paroi est épaisse, et sa lumière qui était circulaire chez la jeune imago est aplatie chez l'imago âgée.

Chez les Mouches, les glandes salivaires sont phagocytées avant leur altération suivant **Kowalewsky** (87), après suivant **Van Rees** (88). **Pérez** (10) dit que les glandes salivaires subissent avant leur phagocytose quelques modifications dans leur aspect; ces modifications ne sont pas d'après lui un indice de leur dégénérescence. D'après **Vaney**, chez les Diptères inférieurs la



Fig. 46. — Glande salivaire imaginaire en voie de formation. Nymphe âgée de 4 jours. $\times 920$.

disposition des glandes salivaires débute toujours par dégénérescence, les phagocytes peuvent intervenir ou non dans leur destruction ultérieure. Chez les Hyménoptères, d'après **Karawaiew** (98) (*Lasius flavus*) et **Anglas** (01) (Guêpe et Abeille), les glandes salivaires se dissolvent dans le liquide sanguin; d'après **Pérez** (02) (*Formica rufa*), les glandes sont phagocytées avant leur dégénérescence; d'après **Van Leeuwen** (08) (*Isosoma graminicola*), elles sont phagocytées après leur altération préalable.

Il est très difficile d'expliquer les modifications subies avant leur phagocytose par les cellules des glandes salivaires de la larve de la Galéruque. Leur noyau reste normal jusqu'au début de la phagocytose. La cellule s'étant adaptée à des conditions spéciales, un équilibre est établi. Lorsque les conditions du milieu ambiant changent, l'équilibre est rompu, la cellule doit réagir. Elle rejette des boules cytoplasmiques comme les cellules des poils; une partie de son cytoplasme forme une masse jaune vert comme dans les tubes contournés de Malpighi.

La cellule essaye pour ainsi dire de se régénérer; mais elle a dépassé la limite de spécialisation, le retour à un état non différencié est impossible et elle périt enfin. Loin de voir, dans l'altération de l'aspect des cellules salivaires, l'action dissolvante du milieu, j'y vois plutôt le résultat de l'activité propre des cellules elles-mêmes placées dans certaines conditions.

Les glandes salivaires larvaires et imaginaires ont une structure histologique très comparable, il est probable qu'elles remplissent une fonction très analogue. Les glandes larvaires périssent très probablement parce qu'elles sont trop spécialisées, et non parce qu'elles ne travaillent pas, comme le pense **Anglas**.

Nous avons vu que les cellules des tubes libres de Malpighi restent assez longtemps normales et ne périssent que lorsqu'elles sont pour ainsi dire déplacées par les petites cellules; au contraire, dans la portion contournée les cellules réagissent aux changements du milieu et ont l'air de dégénérer; leur chromatine devient plus compacte, une portion du cytoplasma présente une coloration verdâtre sale. Les premières sont trop spécialisées, elles sont incapables de réagir aux changements du

milieu, les deuxièmes sont plus plastiques et elles peuvent se régénérer. Je crois que les glandes salivaires présentent un terme intermédiaire entre ces deux cas; leurs cellules sont encore capables de réagir aux changements du milieu, mais elles ne peuvent plus se régénérer.

IX

TISSU ADIPEUX

Chez les larves venant d'éclore (1 mm. 25) les cellules adipeuses forment de petits groupes de cellules accolées les unes aux autres, les groupes les plus périphériques sont entourés par une membrane conjonctive; les œnocytes sont déjà accolés à ces groupes, la membrane les entoure également. Les cellules de forme globuleuse (10-13 μ) se présentent sur les préparations ordinaires comme vacuolaires (fig. 47, 1-2), l'acide osmique noircit le contenu de ces vacuoles qui est par conséquent de la graisse. Suivant les cellules, le nombre et la dimension des inclusions graisseuses varient. La figure représente deux cellules différentes. Le protoplasme qui prend un peu de l'hémalum est réduit à des trabécules qui entourent les inclusions de graisse. Le noyau globuleux mesure 4-5 μ . La chromatine est sous forme de granulations.

Chez les larves de 1 mm. 5 les cellules ont grossi un peu, leurs dimensions sont de 17-20 μ . Le nombre des inclusions graisseuses a augmenté.

Chez les larves de 2 millimètres, les cellules grossissent davantage (fig. 47, 3-4). Les cellules périphériques (fig. 47, 4) ne renferment que les inclusions graisseuses; les cellules internes renferment, outre les inclusions de graisse, les inclusions albuminoïdes éosinophiles (fig. 47, 3). Ces inclusions ont apparu sur les travées cytoplasmiques qui séparent les inclusions de graisse.

Dans les cellules périphériques, les globules albuminoïdes n'apparaîtront que plus tard, chez les larves de 2 mm. 5.

Le nombre des inclusions albuminoïdes varie d'ailleurs beaucoup suivant les individus; par exemple, le corps gras des larves de 3 millimètres fixées immédiatement après la mue peut être totalement exempt d'inclusions albuminoïdes. Il est probable qu'au moment de la mue il se fait une consommation de réserves albuminoïdes par suite de l'accroissement de différents tissus.

Une autre cause de variation est la multiplication des cellules grasses. Il n'est pas facile de constater cette multiplication parce

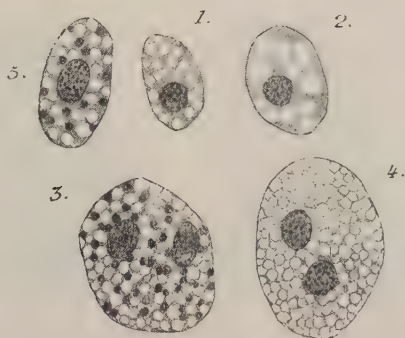


Fig. 47. — 1-2. cellules grasses de la larve de 1 mm. 25; 3. deux cellules grasses internes de la larve de 2 mm. 50; 4. deux cellules grasses externes de la même larve; 5. cellule grasse interne d'une larve de 3 mm. $\times 1100$.

qu'elle se produit immédiatement avant la mue; ce n'est que par hasard que j'ai fixé à ce moment une larve de 4 mm., un grand nombre de ses cellules grasses étaient en karyokinèse¹.

Le volume des cellules grasses se réduit par suite de cette multiplication et par conséquent le nombre de leurs inclusions diminue également.

Les inclusions albuminoïdes qui apparaissent dans le corps gras périphérique sont plus petites que celles du corps interne et on peut dès à présent distinguer ces deux sortes des cellules grasses. Les inclusions graisseuses sont également plus petites dans les cellules grasses périphériques.

L'évolution ultérieure des cellules grasses ne présente pas de grand intérêt. Le nombre des cellules, leur taille, le nombre de

1. Berlese (01) a constaté la multiplication karyokinétique des cellules grasses au moment de la mue chez les larves du Ver à soie.

leurs inclusions s'accroissent jusqu'à la fin de la vie larvaire. Même chez certaines larves âgées quelques cellules du corps gras périphériques sont dépourvues d'inclusions albuminoïdes. Chez les larves âgées les cellules grasses sont volumineuses, agglomérées en cordons. Sur les coupes transversales on trouve entre l'hypoderme et le tube digestif généralement 4 cordons (souvent davantage). Deux cordons les plus internes constituent le corps gras interne; un cordon le plus externe forme le corps gras périphérique; le cordon intermédiaire présente un passage

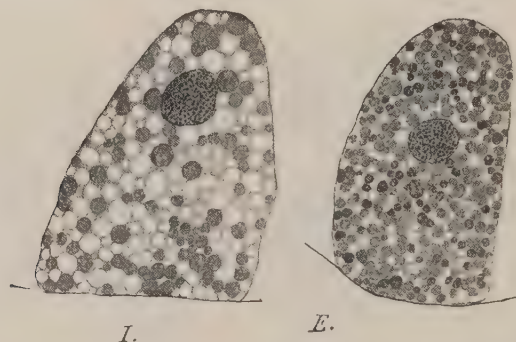


Fig. 48. — I. une cellule du corps gras interne de la larve âgée; E. une cellule du corps gras externe de la même larve. $\times 1\,100$.

entre ces corps, mais ses caractères se rapprochent plutôt de ceux du corps gras interne.

Les cordons périphériques et quelques-uns des cordons internes sont entourés par une membrane anhiste; ces membranes passent sur les œnocytes qui sont accolées contre les cellules grasses; elles se fixent ensuite soit sur la basale de l'hypoderme, soit sur les insertions musculaires. Les globules albuminoïdes (fig. 48, I) des cellules du corps gras interne sont peu nombreuses; en revanche elles sont assez grosses. Les inclusions grasses prédominent. Dans le corps gras périphérique les inclusions sont plus petites et plus nombreuses (fig. 48, E); elles masquent presque complètement les inclusions graisseuses qui sont également plus petites que celles du corps gras interne. Le noyau est globuleux dans les cellules internes (8-10 μ de diamètre); dans les cellules périphériques il est un peu allongé. La

chromatine se présente sous forme de petites granulations toutes de même taille.

Au début de la métamorphose le corps des cellules grasses internes paraît se rétracter un peu sur lui-même; les granulations albuminoïdes s'approchent du noyau et se groupent autour de lui. Ensuite les cellules grasses se multiplient activement par karyokinèse (fig. 49, K). Les figures karyokinétiques sont tantôt isolées et dissimulées dans le corps adipeux (au début et à la fin du processus), tantôt ces figures se présentent par groupes. J'ai

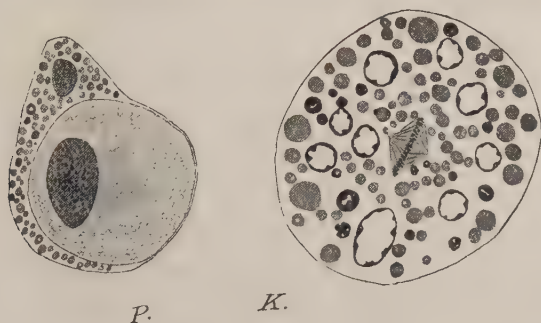


Fig. 49. — P. une cellule grasse ayant englobé un œnocyte. Jeune nymphe; K. Karyokinèse d'une cellule grasse. Larve âgée. $\times 1100$.

suivi sur une série de coupes un cordon de 69 cellules grasses; 34 noyaux étaient franchement au repos; 17 noyaux étaient au stade de la plaque équatoriale; 18 étaient plus chromatiques que d'ordinaire et probablement ils se préparaient à la division ou venaient juste d'entrer en repos¹.

Cette multiplication n'est pas terminée que le corps gras commence à se dissocier *progressivement* d'avant en arrière. Les membranes qui entouraient les groupes des cellules adipeuses se rompent, se retrouvent un moment déchirées et contournées dans la cavité générale; elles disparaissent ensuite. Les cellules deviennent libres. Elles ont la forme globuleuse là où elles sont nombreuses (dans la plus grande partie de la cavité générale);

1. Cette multiplication karyokinétique des cellules adipeuses donne le démenti le plus catégorique à la manière de voir d'Anglas (01), qui dit que les cellules grasses subissent une dégénérescence granulo-graisseuse pendant leur évolution.

En réalité c'est par leur activité physiologique propre qu'elles élaborent et accumulent à leur intérieur des réserves albuminoïdes et grasses.

là où elles sont peu nombreuses (tête, partie dorsale du thorax) elles prennent une forme fusiforme et émettent de grêles pseudopodes simples ou ramifiés (fig. 50). Ces pseudopodes sont d'abord purement cytoplasmiques, ensuite les inclusions pénètrent à leur intérieur et, c'est ainsi que toute la cellule se déplace.

Avant d'aller plus loin j'indiquerai une relation entre la dissociation du corps gras et la circulation sanguine qui a passé jusqu'ici inaperçue. Toute circulation si rudimentaire qu'elle soit demande des voies libres. Chez les larves des insectes ces voies

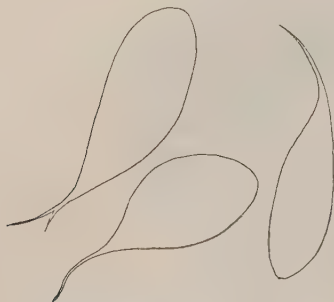


Fig. 50. — Cellules grasses émettant des pseudopodes. Nymphe âgée de 3 jours. $\times 700$.

existent quand leurs cellules grasses se tiennent immobilisées, fixées en cordons. Mais lorsque ces cellules se désagrègent toute la circulation régulière du liquide sanguin devient impossible. Supposons que l'organe dorsal de la nymphe bat d'abord d'arrière en avant, il pompe le liquide en arrière et latéralement et le chasse en avant; bientôt les cellules

grasses obstruent les passages et le cœur n'est plus capable de faire circuler le liquide d'arrière en avant; mais cela n'exclut pas la possibilité de la circulation momentanée inverse, le cœur commence à pomper le liquide en avant et à le chasser en arrière tant que l'obstruction nouvelle des cellules grasses rendra cette circulation impossible; et ainsi de suite...

Il est probable que les troubles circulatoires que Bataillon (93) a vus chez le Ver à soie pendant la nymphose sont en relation directe avec cette désagrégation du corps adipeux.

Pendant ces processus quelques modifications se sont produites à l'intérieur des cellules grasses de la Galéruque. Le cytoplasme est devenu tout à fait incolore, il a cessé complètement de prendre l'hémalum, il est impossible de voir les vacuoles laissées par les inclusions graisseuses. En même temps certaines granulations albuminoïdes deviennent légèrement violettes, des

vacuoles relativement considérables se creusent à leur intérieur¹.

Quelques-unes de ces granulations sont très volumineuses, leur vacuole est énorme et la membrane violette est mince (fig. 49, K). Ces grosses granulations disparaissent, elles ne se retrouvent plus chez les nymphes. En même temps on constate la disparition des plus grosses granulations éosinophiles et chez la nymphe les cellules grasses dérivées du corps interne ne renferment que des granulations de taille moyenne. Il est probable que ces granulations sont résorbées et que pendant cette résorption elles prennent d'abord une couleur légèrement violette; des vacuoles se forment à leur intérieur, commençant par le centre. En effet, pendant ce temps, il se fait une consommation active de substances albuminoïdes; tout l'intestin moyen est reconstitué à neuf, l'hypoderme prolifère activement dans certains points, les disques imaginaires s'accroissent énergiquement, certains myoblastes se multiplient très rapidement; la prolifération de tous ces tissus exige une consommation considérable des substances nutritives et les cellules grasses résorbent une partie de leurs réserves.

Pendant toute la nymphose on constate à leur intérieur la présence d'un nombre variable de ces granulations violettes vacuolaires qui sont ainsi à l'état de résorption continuelle.

Les granulations albuminoïdes renferment souvent à leur intérieur des vacuoles réfringentes dont la signification m'échappe.

Un autre mode de résorption paraît exister également, certaines granulations, surtout les plus petites, deviennent de plus en plus petites sans devenir violettes, leurs membranes restent plus longtemps éosinophiles, enfin elles disparaissent complètement.

Chez les larves avancées et chez les nymphes les cellules grasses sont petites, elles ne mesurent que 20-25 μ de diamètre; cela est dû d'abord à leur multiplication, ensuite à la résorption d'une partie de leurs réserves et enfin à un tassement de ces réserves.

Vers la fin du premier jour de la nymphose, il apparaît à l'intérieur des inclusions albuminoïdes de petites granulations

1. J'ai représenté ces granulations plus foncées sur mes figures.

réfringentes, qui présentent le plus souvent une forme irrégulière anguleuse, rarement cristalline (fig. 52, 1). Ordinairement plusieurs granulations existent dans les mêmes globules albuminoïdes, ces granulations sont homologues des pseudonuclei de **Berlese**. D'après les observations de **P. Marchal** (89) chez les pupes des Mouches il se forme des granulations analogues dans les globules albuminoïdes ; **Marchal** a montré que ce sont des urates. Je considère comme très probable qu'il en est de même chez la Galéruque.

Ces urates disparaissent bientôt, ils ne réapparaissent sous la même forme que vers la fin de la vie nymphale ; ils sont très abondants chez les nymphes prêtes à muer, ils sont moins abondants chez l'imago à son éclosion.

Pour expliquer ce fait intéressant, je suis obligé d'admettre que parmi les produits multiples rejetés par l'hypoderme, par les intestins antérieur et postérieur, certains d'entre eux doivent être des excréments et que pendant la nymphose c'est l'épithélium de l'hypoderme, de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur qui remplace les tubes de Malpighi dans leur fonction ; il ne peut pas jouer ce rôle excréteur pendant la formation de la cuticule nymphale ou de la cuticule imaginale, et c'est précisément vers ce moment qu'on remarque l'apparition des urates dans les globules albuminoïdes.

Un peu avant l'éclosion de l'imago, les cellules se réagglomèrent de nouveau non en cordons limités nettement comme c'était chez la larve, mais en nappe continue : irrégulièrement interrompue par endroits. Les réserves albuminoïdes sont assez abondantes chez l'imago à son éclosion ; dans beaucoup des cellules elles sont en voie de résorption et deviennent de plus en plus pâles. Les cellules grasses de la tête ont moins de réserves albuminoïdes que les autres. Le noyau est globuleux, mais il insinue de très courtes traînées de ses granulations chromatiques entre les globules albuminoïdes les plus voisins.

Chez la femelle mûre en train de pondre, les réserves albuminoïdes sont complètement résorbées (fig. 51, 2) ; les cellules sont petites, le cytoplasma chromatique délimite des vacuoles qui sont probablement des gouttelettes de graisse. Chez le mâle

mûr une partie de réserves albuminoïdes persiste au contraire. Telle est l'évolution de la plupart des cellules grasses. Afin de compléter la caractéristique du corps adipeux, je dirai quelques mots de son rôle phagocytaire, des cas de résorption complète de ses réserves pendant la nymphose et de la destruction des cellules grasses.

Pendant la nymphose un grand nombre de débris de différents tissus histolysés encomrent le liquide sanguin; les cellules grasses en englobent un certain nombre et elles jouent ainsi un double rôle dans l'épuration du sang de la nymphe en absorbant les urates et en englobant ces débris. Ce sont surtout les débris du tissu musculaire qui sont englobés par les cellules grasses, ces cellules absorbent tantôt de petits débris en nombre variable, tantôt un seul plus volumineux (fig. 60). Comme ces produits disparaissent au bout de quelque temps de l'intérieur des cellules grasses, il est probable qu'ils sont digérés par les cellules. Ces cellules sont capables de résorber leurs propres réserves albuminoïdes, cela constitue une véritable digestion intra-cellulaire, et il est très probable que les ferments produits par elles pour dissoudre leurs propres réserves albuminoïdes peuvent agir sur d'autres substances albuminoïdes.

Les cellules grasses absorbent de même les débris des tubes de Malpighi, des glandes salivaires. Elles englobent une partie des œnocytes imaginaux ou des œnocytes larvaires incomplètement épuisés par le bourgeonnement de petits œnocytes (fig. 49, P). Elles englobent de même quelques cellules à sphérules (fig. 52, I), quelquefois même les körnchenkügel renfermant soit des grains pigmentaires (fig. 52, III) provenant de la destruction des ocelles larvaires, soit des débris musculaires. Ce dernier cas est exceptionnel¹.

Un certain nombre de cellules grasses pénètrent dans les élytres de la nymphe ou dans l'hypoderme de la tête, elles

1. **Enriques** (01) a trouvé que chez les Mouches (*Calliphora*, *Sarcophaga*, *Piophilæ*) les phagocytes absorbent les sarcolytes, ensuite les abandonnent et ces sarcolytes sont englobés par les cellules grasses. Mais le travail d'**Enriques** est entaché d'un doute et, en outre, **Pérez** (10) infirme complètement ses résultats en ce qui concerne *Calliphora*. **Vaney** (02) dit que les cellules adipeuses de *Culex*, *Simulia*, *Chironomus* servent quelquefois à l'histolyse des éléments larvaires, comme phagocytes.

deviennent fusiformes, très allongées et se mettent à résorber leurs réserves aussitôt qu'elles se sont engagées dans les élytres; les réserves disparaissent d'abord dans la partie antérieure de la cellule (par rapport à son mouvement). Le volume de la cellule se réduit peu à peu; le cytoplasma apparaît plus nettement et commence à prendre l'hémalun. Enfin les cellules se réduisent à de tout petits éléments fusiformes ne contenant que quelques gouttes de graisse (fig. 51, 1).

Un certain nombre de cellules grasses disparaissent pendant la nymphose. Ni l'endroit de la destruction ni le moment ne sont

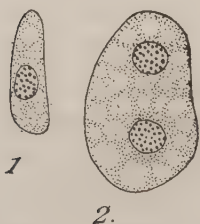


Fig. 51. — 1. Cellule grasse provenant de la cavité des élytres de la nymphe âgée de 3 jours; 2. cellules grasses de la femelle mûre. $\times 1100$.

particulièrement déterminés; un examen attentif de nombreuses préparations est nécessaire pour trouver ces cas. Parmi les endroits déterminés de la destruction des cellules grasses je ne peux indiquer que la région postérieure du corps. En général les cellules grasses sont détruites par groupes et, si l'on a trouvé une cellule grasse en phagocytose, on peut être sûr d'en trouver plusieurs autres dans le voisinage.

Les phagocytes attaquent-ils les cellules adipeuses avant ou après l'apparition des signes de dégénérescence?

Chez une larve âgée, j'ai trouvé quelques cellules grasses dont le noyau était absolument normal, mais les phagocytes avaient commencé à affluer vers les cellules et étaient accolés contre elle. Comme dans cette région il y avait d'autres cellules grasses qui étaient franchement phagocytées, il me semble très probable que cet accollement des phagocytes annonce le début de l'attaque phagocytaire (fig. 52, II). Je n'ai pu trouver d'autres cas d'attaque précoce; en revanche souvent j'ai trouvé des cellules grasses dont le noyau était en chromatolyse. La chromatine était distribuée à la périphérie du noyau en un petit nombre de grosses granulations sphériques. Je n'ai pas trouvé de phagocytes à l'intérieur de ces cellules. Quant à la phagocytose elle-même, elle se fait de la façon suivante: les phagocytes s'accolent contre les cellules grasses et insinuent entre ses inclu-

sions leur protoplasma qui devient indistinct; le noyau du phagocyte reste à la périphérie de la cellule, il ne pénètre pas à son intérieur.

La figure 53, II, représente une cellule grasse dont la phagocytose est déjà achevée et l'on voit que les noyaux des phagocytes sont à la périphérie de l'ancienne cellule grasse. Au contraire, dans les cas de destruction des cellules adipeuses de *Formica rufa* et de *Calliphora* les noyaux des phagocytes pénètrent d'abord à l'intérieur de ces cellules. Cette différence



Fig. 52. — I. cellule grasse renfermant une cellule à sphérures. Nymphe âgée d'un jour. — II. afflux des phagocytes vers une cellule grasse. Larve âgée. — III. cellule grasse renfermant un kornchenkugel bourré de grains pigmentaires provenant de la destruction des ocelles larvaires. Jeune nymphe. $\times 1100$.

s'explique facilement par la différence de taille relative des phagocytes et des cellules grasses; chez les nymphes de la Galéruque les cellules grasses sont petites et 4 phagocytes suffisent pour les détruire; chez la Fourmi Rousse, au contraire, les cellules grasses sont volumineuses et leur destruction exige le concours d'au moins 14 phagocytes (Pérez (02), pl. XI, fig. 15).

Après avoir insinué son cytoplasma dans les cellules grasses les phagocytes se séparent et l'ancienne cellule grasse est remplacée par plusieurs kornchenkügel, comme cela était décrit par Pérez (02).

Quant au noyau des cellules grasses, il est englobé tantôt après la phagocytose de la cellule (fig. 53, II), tantôt avant (fig. 53, I).

Ce sont surtout les cellules du corps gras périphérique qui

disparaissent pendant la nymphose; chez l'imago le corps gras est constitué presque entièrement par les cellules grasses dérivées du corps adipeux interne.

Chez l'imago à l'éclosion un grand nombre des cellules grasses sont en chromatolyse, et quelques-unes d'entre elles sont phagocytées. J'ai constaté même la présence de phagocytes avec leurs granulations brunes réfringentes à l'intérieur des cellules grasses normales; mais vu le pouvoir phagocytaire de ces cellules je ne peux décider si c'est la cellule grasse qui est phagocytée ou si c'est au contraire le phagocyte qui est englobé par cette cellule.

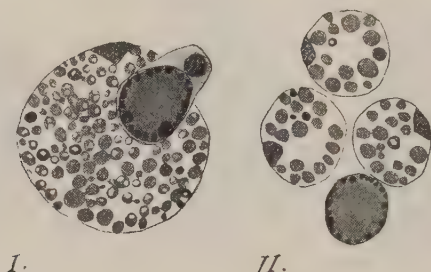


Fig. 53. — Deux différents cas de la phagocytose des cellules grasses. $\times 1400$.

L'évolution du corps adipeux de la Galéruque présente une grande analogie avec celle du corps adipeux de *Formica rufa*. La plus grande partie des cellules passe de la larve à l'imago, certaines résorbent leurs réserves dans les deux cas. La différence essentielle est dans ce fait que, chez la Fourmi, les urates s'accumulent dans les cellules spéciales et que ses cellules adipeuses sont dépourvues du pouvoir phagocytaire. Les cellules grasses des Fourmis sont plus spécialisées que celles de la Galéruque.

Berlese (01) a étudié sommairement le corps gras de quelques Coléoptères¹.

Il conclut que le corps gras passe de la larve à l'imago², que le dépôt des substances albuminoïdes est précoce³, que les dépôts

1. *Aphodius terrestris*, *Saperda populnea*, *Sitodrepa panicea*, *Coccinella 7-punctata*, *Lamproyris noctiluca*, *Ocyrops olens*, *Phyllognathus silenus*, *Dermestes vulpinus*.

2. La phagocytose partielle du tissu adipeux lui échappe.

3. Berlese a constaté l'apparition des globules albuminoïdes chez la larve de *Aphodius* « à moitié développée »; chez la larve de *Saperda* de 11 mm. et chez la larve de *Lamproyris* de 7 mm.

albuminoïdes apparaissent d'abord dans le corps gras interne¹.

Il a vu également que les cellules périphériques du corps gras de la larve âgée de *Sitodrepa* se multiplient par mitose, qu'un dépôt abondant des urates a lieu dans les cellules grasses des larves âgées de *Coccinella* et de *Lampyrus*. Il n'a pas vu ce dépôt se produire chez d'autres espèces; il est possible que chez ces espèces le dépôt des urates soit passager comme chez la Galéruque.

L'opinion de Berlese que les substances albuminoïdes se déposent dans les cellules grasses sous forme des produits déjà élaborés dans le tube digestif est contraire à toutes les notions classiques de la physiologie; en réalité les cellules grasses puisent les éléments dans le liquide de la cavité générale et élaborent aux dépens d'eux, par leur activité intracellulaire propre, les réserves albuminoïdes ou graisseuses.

1. Il se base sur cette observation que chez la larve âgée de *Sitodrepa*, les cellules grasses périphériques sont plus pauvres en réserves que les cellules proximales : « Le cellule periferiche, immediatamente sottocutanea sono molte povere di sifatti depositi » (fig. 83, gr, e fig. 169 ed) *e sembrano vuote del tutto*.

CENOCYTES

Wielowiejski (86) a nommé œnocytes de grosses cellules particulières qui existent chez différents insectes réparties métamériquement sous l'hypoderme abdominal par petits groupes au voisinage des stigmates.

Chez la larve de la Galéruque, les œnocytes sont de grosses cellules qui ne sont pas localisées sous l'hypoderme abdominal, mais sont disséminées dans la cavité générale aussi bien dans l'abdomen que dans le thorax. Ils sont accolés aux groupes des cellules grasses, et le plus souvent ils ont l'aspect d'une sphère dont on a enlevé une calotte plus ou moins grande. Quelquefois ils sont régulièrement sphériques, alors ils ont 50 μ de diamètre. Leur cytoplasma homogène éosinophile ressemble beaucoup à celui des glandes hypodermiques à trois noyaux. Le noyau est sphérique, il est placé au centre de la cellule ; il mesure 15 μ . La chromatine est granuleuse, les granules étant de taille différente.

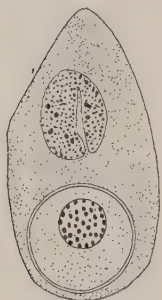


Fig. 54. — Un œnocyte larvaire bourgeonne un œnocyte imaginal; le noyau d'un autre œnocyte imaginal est en train de se séparer du noyau larvaire. $\times$ 1600.

Vers le moment de la mue nymphale ces œnocytes, devenus libres par suite de la dissociation du corps gras, produisent de petits œnocytes imaginaires. Une fissure apparaît sur leurs noyaux qui en détache une portion (fig. 54), cette portion s'arrondit en un petit noyau sphérique de 5 μ de diamètre; le petit noyau se porte à la périphérie de la cellule et là une partie de cytoplasma se détache de la grosse cellule par une courbe convexe ou concave pour constituer un petit œnocyte. Ce phénomène continue ainsi et bientôt l'œnocyte larvaire

est remplacé par un groupe de petits œnocytes assez nombreux (fig. 56). Il est difficile de les compter sur la série des coupes, parce que plusieurs noyaux sont coupés deux fois; mais leur nombre doit dépasser une centaine.

Tandis que le protoplasma des gros œnocytes est un peu vacuolaire, comme marbré, au moment de cette sorte de bourgeonnement, le protoplasma des œnocytes est parfaitement homogène et se colore plus vivement par l'éosine. Les granulations chromatiques des petits noyaux sont plus grosses que celles des noyaux larvaires¹.

1. Je m'arrêterai un moment sur un détail qui présente son intérêt. Au moment de sa formation l'œnocyte imaginal est le plus souvent logé à la périphérie de l'œnocyte larvaire, alors il présente une forme irrégulière; quelquefois il est logé tout à fait à l'intérieur du gros œnocyte (fig. 54), alors sa forme est régu-

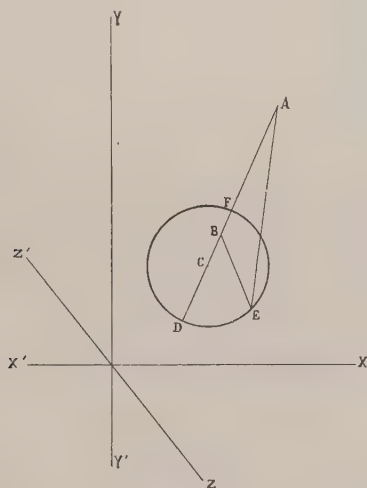


Fig. 55.

lièrement sphérique. Le noyau est placé tantôt au centre de l'œnocyte imaginal, tantôt il occupe une situation excentrique et est plus rapproché du noyau de l'œnocyte larvaire. Je considère la situation excentrique comme initiale et je pense que ce n'est que plus tard que le petit noyau gagne le centre de l'œnocyte imaginal. La division du cytoplasma se fait sous l'influence de deux noyaux; à la limite de deux cellules leur action sur le cytoplasma doit être la même, parce que, d'un côté, c'est l'action d'un noyau qui prédomine, de l'autre côté, celle de l'autre.

Supposons que l'action de chaque noyau sur le cytoplasma est en raison directe d'une certaine valeur N et n et en raison inverse du carré de la distance.

Prenons deux points (fig. 55) A et B à une certaine distance entre elles; supposons que le point A exerce tout autour de lui une action proportionnelle à une valeur N , et le point B — proportionnelle à n .

Évaluons la forme de l'espace où l'action du point B prédomine en admettant

Tous les œnocytes larvaires ne sont pas utilisés pour la production des œnocytes imaginaux.

Un certain nombre (très petit) d'œnocytes larvaires est englobé soit par les cellules grasses, soit par les phagocytes leucocytaires.

que les actions de ces deux points A et B sur un troisième point sont en raison inverse du carré de la distance.

Prenons un système de coordonnées.

Pour un point E où les influences de A et B sont égales nous avons :

$$\frac{N}{\overline{AE}^2} = \frac{n}{\overline{BE}^2} \quad (1)$$

Soit x, y, z , les ordonnées du point E; x', y', z' — celles du point A; x'', y'', z'' — celles du point B.

Nous avons :

$$\overline{AE}^2 = (x - x')^2 + (y - y')^2 + (z - z')^2$$

$$\overline{BE}^2 = (x - x'')^2 + (y - y'')^2 + (z - z'')^2.$$

En remplaçant dans l'équation (1) $\overline{AE}$ et $\overline{BE}$ par leurs valeurs, nous avons :

$$\frac{N}{(x - x')^2 + (y - y')^2 + (z - z')^2} = \frac{n}{(x - x'')^2 + (y - y'')^2 + (z - z'')^2}.$$

Transformons cette dernière équation :

$$\begin{aligned} N(x - x')^2 + N(y - y')^2 + N(z - z')^2 &= n(x - x'')^2 + n(y - y'')^2 + n(z - z'')^2 \\ x^2(N - n) - 2x(Nx'' - nx') + Nx''^2 - nx'^2 &+ \\ + y^2(N - n) - 2y(Ny'' - ny') + Ny''^2 - ny'^2 &+ \\ + z^2(N - n) - 2z(Nz'' - nz') + Nz''^2 - nz'^2 &= 0. \\ x^2 - 2Px + P^2 + y^2 - 2Qy + Q^2 + z^2 - 2Rz + R^2 &= S \\ (x - P)^2 + (y - Q)^2 + (z - R)^2 &= S \end{aligned} \quad (2)$$

On voit que l'équation (2) est celle d'une sphère. Donc la zone d'action du point B est sphérique. Quelle est la situation du point B relativement au centre de cette sphère?

Nous avons :

$$\frac{N}{\overline{AF}^2} = \frac{n}{\overline{BF}^2}. \quad (3)$$

$$\frac{N}{\overline{AD}^2} = \frac{n}{\overline{BD}^2}. \quad (4)$$

Divisons l'équation (3) par l'équation (4) :

$$\frac{\overline{AD}}{\overline{AF}} = \frac{\overline{BD}}{\overline{BF}}.$$

Or

$$\overline{AD} > \overline{AF}$$

donc

$$\overline{BD} > \overline{BF}.$$

Le point B est situé par conséquent excentriquement et est plus rapproché du point F que du point D.

Nous voyons donc que, dans le cas étudié du bourgeonnement de l'œnocyte, tout se passe comme si l'action du noyau sur le cytoplasma était en raison inverse du carré de la distance (si l'on suppose toute la masse des noyaux concentrée dans un point).

Certains œnocytes larvaires qui bourgeonnent ne s'épuisent pas complètement pour produire les œnocytes imaginaux. Le bourgeonnement s'arrête à un moment et il résulte la formation d'un certain nombre des œnocytes imaginaux et d'un œnocyte de taille moyenne. Cet œnocyte de forme irrégulière est 4-5 fois plus petit que les œnocytes larvaires, son noyau mesure 10-12 μ , les œnocytes sont bientôt englobés, soit par les cellules grasses (fig. 49, P), soit par les phagocytes. On voit que la grande partie du cytoplasma homogène de l'œnocyte englobé par la cellule grasse est remplacé par un fin réticulum. Quelquefois ce réticulum apparaît même dans les œnocytes qui ne sont pas encore englobés par les phagocytes.

Les petits œnocytes se répandent partout dans la cavité générale à la surface des cellules grasses. Rarement ils pénètrent dans l'hypoderme, ils doivent se déplacer par des mouvements amœboïdes. Chez l'imago ils sont insinués entre les cellules grasses agglomérées et présentent une forme très irrégulière. Leur noyau mesure 6-7 μ . Ils s'accroissent donc pendant la nymphose. Leurs dimensions sont assez variables et il est difficile de dire s'ils continuent à s'accroître chez l'imago. Pendant la nymphose il se forme sur les principaux troncs trachéens des groupes de 3-4 cellules qui s'accroissent et deviennent très semblables aux petits œnocytes. Ces cellules se détachent très probablement et tombent dans la cavité générale. Il est possible qu'une partie d'œnocytes imaginaux ait cette origine. Un certain nombre des œnocytes imaginaux est détruit chez la nymphe. Cette destruction est surtout active à l'extrémité postérieure chez les nymphes de 3-4 jours. Ces œnocytes sont englobés soit par les cellules grasses, soit par les phagocytes; leur noyau subit une pycnose. Je n'ai pas trouvé les œnocytes libres dégénérés et je suppose qu'ils sont englobés à l'état normal.

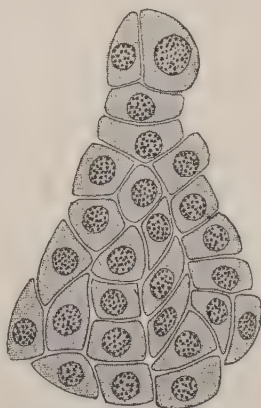


Fig. 56. — Amas d'œnocytes imaginaux provenant du bourgeonnement d'un œnocyte larvaire. $\times 920$.

Je ferai une remarque générale : à l'extrémité postérieure du corps la destruction de tous les tissus est très active ; les cellules hypodermiques dégénèrent ici plus souvent qu'ailleurs ; les cellules grasses, les muscles sont détruits plus énergiquement qu'ailleurs ; les œnocytes aussi, malgré leur liberté qui pourrait, semble-t-il, leur permettre de fuir cette région ¹.

L'imago est plus courte de 1-2 millimètre que la larve âgée. La larve s'est trop accrue pour ainsi dire par son extrémité postérieure et c'est surtout là que se fait la destruction des éléments superflus.

Mes observations sur les œnocytes de la Galéruque concordent d'une manière remarquable avec ceux de Pérez (02) relativement aux Fourmis. Chez *Formica rufa* les œnocytes imaginaires sont bourgeonnés par les œnocytes larvaires ; une partie des œnocytes est phagocytée. Je n'ai jamais vu la division directe des petits œnocytes comme elle a lieu chez les Fourmis. Chez la Galéruque les œnocytes larvaires bourgeonnent un nombre considérable de petits œnocytes imaginaires qui ne se multiplient pas ; chez les Fourmis les œnocytes larvaires bourgeonnent peu d'œnocytes imaginaires et alors ceux-ci se multiplient par amitose.

D'après les observations de Karawaiew (98) (*Lasius flavus*), de Koschewnikow (00) (Abeille), de Weissenberg (07) (*Torymus nigricornis*), les œnocytes imaginaires proviendraient de l'hypoderme abdominal. Comme nous l'avons vu, il est possible que chez la Galéruque une partie des œnocytes imaginaires ait cette origine en se formant sur les troncs trachéens.

1. Pour mieux accentuer cette destruction des éléments à l'extrémité postérieure du corps je dirai quelques mots des cellules péricardiales. Chez les larves âgées, les cellules péricardiales sont de grosses cellules à deux noyaux, présentant beaucoup d'inclusions de graisse et peu d'inclusions albuminoïdes. Pendant la nymphose le nombre d'inclusions albuminoïdes s'accroît, tandis que les inclusions de graisse diminuent. A l'extrémité postérieure des nymphes de 2-3 jours (en même temps que sont détruits les œnocytes imaginaires de cette région), les cellules péricardiales commencent à diminuer de volume en résorbant leurs inclusions. Enfin deux noyaux succombent en chromatolyse simultanément ou successivement. Ensuite les cellules péricardiales sont phagocytées. Je n'ai observé qu'une seule cellule péricardiale au milieu du corps qui était phagocytée chez la jeune imago. Chez l'imago il se forme à côté de grosses cellules de tout petites cellules péricardiales à deux noyaux. Metalnikoff (08) a également observé chez *Galleria melonella* la destruction phagocytaire des grosses cellules larvaires et la formation d'autres plus petites.

XI

MUSCLES

La transformation des muscles est la question la plus controversée dans l'étude des métamorphoses internes des insectes. En général les descriptions de différents auteurs sont assez concordantes. Ce qui varie surtout c'est la façon d'interpréter les faits.

Deux questions principales sont à résoudre : 1) Le rôle des phagocytes dans le remaniement de la musculature. La plupart des auteurs nient toute l'intervention des phagocytes. Rengel (96) (*Tenebrio molitor*), Karawaiew (98) (*Lasius flavus*), Terre (99) (Abeille), Berlese (01), chez les différentes espèces, Enriques (01), Breed (03) (*Tymalus marginicollis*), pensent que les muscles se dissolvent dans le liquide de la cavité générale.

Korotneff (92), Kellog (01), Vaney (02), Henneguy (04), admettent que l'intervention des phagocytes varie suivant les espèces.

Anglas (01) (Guêpe, Abeille) et Pérez (02) (*Formica rufa*) admettent l'intervention active des phagocytes. Anglas (04) réduit à présent à néant le rôle des phagocytes. La destruction phagocytaire des muscles de Mouches est en particulier bien établie à la suite des recherches de Kowalewsky (87), Van Rees (88), Mercier (06), Pérez (10).

2) Un autre point à élucider c'est la nature de certains éléments fusiformes arrondis qu'un grand nombre d'auteurs ont constatés pendant les transformations des muscles des Insectes et qui ont été considérés par Karawaiew (98), par Terre (99), par Berlese (01) et par Pérez (10) comme des myoblastes imagi-

naux, par **Breed** (03) et par **Anglas** (04), comme des cellules trachéales, par **Hulst** (06) comme des phagocytes d'origine mésodermique, non identiques aux globules du sang. **Anglas** (04) et **Pérez** (03) ont considéré d'abord ces éléments fusiformes comme des phagocytes, ils ont abandonné ensuite cette façon de voir.

Comme il y a lieu de croire que les transformations de chaque muscle présentent des différences individuelles, je prendrai quelques muscles faciles à retrouver et j'étudierai leurs transformations. Prenons d'abord les *muscles des organes génitaux* qui se forment aux dépens des myoblastes embryonnaires. Ce mode



Fig. 57. — Schéma de division directe des noyaux des muscles imaginaires.

de formation des muscles a été bien étudié par **Pérez** (02), et si je reprends cette étude c'est pour fixer un détail important.

Les myoblastes des disques imaginaires sont de petites cellules fusiformes dont il faut chercher l'origine chez les embryons. Leur protoplasma est homogène et un peu chromatique. Le noyau est ovale, la chromatine se présente sous forme de grains. Ces myoblastes commencent à se multiplier par mitose chez les larves âgées. Chez les nymphes de 2-3 jours cette multiplication cesse peu à peu et dorénavant les noyaux des myoblastes se diviseront directement. Une vacuole claire apparaît dans le protoplasme contre la membrane nucléaire (fig. 57), une autre apparaît bientôt de l'autre côté. Les deux vacuoles étranglent le noyau dans sa partie médiane, une division s'opère. Les vacuoles persistent encore quelque temps dans le cytoplasma, elles disparaissent ensuite. Souvent le noyau grossit davantage et forme une masse allongée considérable; alors un certain nombre de vacuoles apparaissent au milieu de cette masse et la fragmentent ainsi en plusieurs noyaux isolés; c'est une division multiple.

Pendant ce temps les myoblastes se fusionnent et produisent les fibres. Chez l'imago les fibres sont striées, les noyaux

occupent une situation axile. Constatons donc qu'à la multiplication mitotique des myoblastes succède une multiplication amitotique au moyen de vacuoles.

Transformation d'un muscle abdominal. — Pour comprendre mieux les transformations des muscles du corps il est nécessaire d'étudier les changements qui se produisent dans les muscles au moment des mues larvaires.

Chez une larve fixée par hasard immédiatement avant la mue, j'ai constaté que certains noyaux des muscles se multipliaient par *karyokinèse*. Pendant l'anaphase je n'ai pas vu le cytoplasma distinct autour de ces noyaux. Pendant la télophase une partie du cytoplasma s'individualise autour de chaque noyau fils; on a ainsi pour un moment deux petites cellules distinctes au milieu du sarcoplasma.

Anglas (01) a représenté de petites cellules au milieu des muscles de jeunes larves, il les considère comme les leucocytes immigrés très tôt. Ces leucocytes ont un cytoplasma homogène et sont distincts des phagocytes vacuolaires. Je ne crois pas que chez la Galéruque ces petites cellules en multiplication soient des phagocytes. L'immigration si précoce des leucocytes dans les muscles des larves toutes jeunes est peu probable; ces cellules en multiplication ne ressemblent pas aux phagocytes adultes vacuolaires, mais rappellent plutôt les jeunes leucocytes à cytoplasma homogène. Ces leucocytes sont encore des cellules embryonnaires qui sont localisées chez les larves, surtout à l'extrémité postérieure du corps, et je n'ai jamais vu leur immigration dans un organe quelconque. D'ailleurs on n'a jamais constaté que les muscles puissent servir d'organes lymphogènes où les leucocytes se multiplieraient aux dépens du sarcoplasma. La manière de considérer ces noyaux comme les noyaux musculaires en mitose est plus simple et répond mieux aux faits. Nous verrons que c'est aux dépens de ces noyaux que seront construits les muscles imaginaires. Il est facile d'autre part d'observer les cas de division directe chez les larves fixées immédiatement après la mue. Une partie de la chromatine reste à la périphérie du noyau, une autre partie forme un petit groupe à son milieu, ce groupe se divise en deux, ensuite le

noyau lui-même se divise par étranglement en deux. Certains gros noyaux peuvent bourgeonner d'une façon analogue de petits noyaux. Cette multiplication amitotique des noyaux est très active dans les muscles adducteurs de la mandibule dont nous étudierons plus tard les transformations; et là il se forme de petits chaînons des noyaux.

J'ai trouvé également deux mitoses dans les muscles des larves fixées après la mue, mais ces deux cas étaient peu nets, il n'était pas possible de voir bien si le sarcolemma recouvre ou non la plaque équatoriale.

Il y a donc dans les muscles des larves de la Galéruque deux sortes de noyaux : les uns se multiplient par mitose, les autres par amitose (par étranglement)¹.

J'étudierai à présent les transformations d'un muscle abdominal. Dans la partie postérieure du 2^e segment abdominal il y a de chaque côté quatre muscles dorsoventraux qui occupent la position la plus latérale. J'ai choisi pour l'étude le muscle antérieur de ce groupe. Ce muscle présente une striation longitudinale et transversale. On distingue nettement les disques épais, les stries Z et les stries N (fig. 58, I). Le sarcoplasma réticulaire entoure le muscle et pénètre dans le myoplasma entre ses fibrilles. Quant aux noyaux, leur forme est assez variable. La plupart d'entre eux sont petits (4-5 μ). S'ils sont logés à la périphérie du muscle, au milieu du sarcoplasma abondant, ils sont globuleux, arrondis; s'ils sont logés à l'intérieur du muscle, ils sont allongés. En dehors de ces petits noyaux il y en a d'autres qui sont 2-3 fois plus gros, ils sont arrondis ou allongés suivant la situation. Quant à la structure de ces noyaux, les différences existent, mais elles ne sont pas consi-

1. Si l'on fixe les larves ou les nymphes de la Galéruque au liquide de Flemming et si on les colore à l'hématoxyline ferrique, on arrive à différencier dans les muscles deux sortes de noyaux, les uns se colorent en noir, les autres en rouge ferrugineux. Malheureusement cette fixation est délicate à faire; de plus, le temps me manquait pour faire des recherches méthodiques en utilisant ce procédé; je ne peux dire à présent si les noyaux rouges et noirs correspondent aux noyaux mitotiques ou amitotiques; ce que j'ai vu, c'est que les noyaux rouges prédominent dans les muscles où les mitoses prédominent, et les noyaux noirs abondent là où l'on observe le plus d'amitoses par étranglement. Cette question importante pour l'étude des transformations des muscles des insectes mérite des recherches spéciales.

dérables. Parmi les petits noyaux, certains sont plus riches en chromatine que les autres, leurs granulations sont un peu plus nombreuses et peut-être un peu plus grosses. Je dirai par avance que ce sont ces petits noyaux riches en chromatine qui reconstitueront les muscles imaginaux, tandis que les autres noyaux, aussi bien les petits noyaux pauvres en chromatine que les gros, périront. Je désignerai dès à présent les petits noyaux riches en chromatine sous le nom de noyaux mitotiques ou ima-

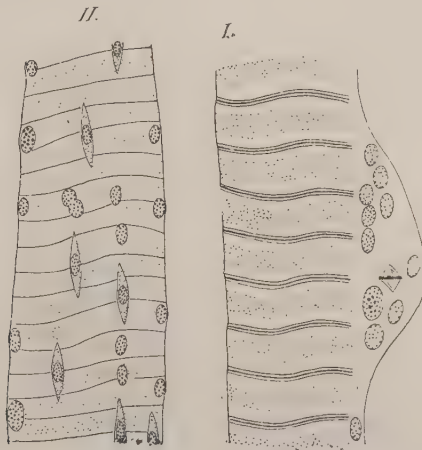


Fig. 58. — Muscle abdominal. — I. larve âgée. — II. jeune nymphe. $\times 700$.

ginaux; les autres sont des noyaux amitotiques ou larvaires. Quant aux gros noyaux, leur chromatine présente tantôt le même aspect que celle des petits noyaux amitotiques, tantôt ces noyaux renferment en nombre variable des granulations plus grosses. On peut distinguer plusieurs catégories de gros noyaux.

Chez une larve âgée j'ai trouvé une mitose dans ce muscle (fig. 58, I); cette mitose n'annonce pas le début de phénomènes histolytiques, il doit correspondre plutôt à cette multiplication périodique de certains noyaux par mitose qui a lieu d'une façon générale avant les mues.

Quelque temps avant la mue nymphale le muscle perd sa striation transversale, la striation longitudinale persiste, le sarcolemma est plissé. La striation transversale réapparaîtra

quelques heures après la mue, mais sous un autre aspect (fig. 58, II). Elle est moins nette, les disques sont plus étroits. Les stries N ne sont plus distinctes. Le muscle lui-même est plus large et moins long. Je ne crois pas que cette perte momentanée de la striation soit une altération; elle doit correspondre à un état particulier de contraction du muscle. Ces contractions des muscles transforment les contours extérieurs de la larve en ceux de la nymphe. Certains histologistes (**Merkel**) admettent une phase homogène pendant les contractions normales des muscles. Il est possible qu'une analogie existe entre la phase homogène de **Merkel** et cette perte momentanée de la striation du muscle étudié. Cette analogie ne va pas très loin; en effet dans les muscles ordinaires la striation apparaît avec les mêmes caractères après la phase homogène; dans le cas observé, la striation réapparaît modifiée.

Pendant ces transformations les noyaux des muscles n'ont pas subi de grands changements; certains, peu nombreux, ont succombé par chromatolyse, d'autres ont émis des boules autotomiques. On observe les premiers changements histolytiques quelques heures après la mue nymphale. Certains noyaux mitotiques isolent autour d'eux une portion du sarcoplasma et forment de petites cellules (fig. 58, II). Ces cellules sont très allongées si elles se trouvent à l'intérieur du muscle, elles sont plus ou moins globuleuses si elles se trouvent au milieu du sarcoplasma abondant.

Le protoplasma homogène des cellules fusiformes prend légèrement l'hémalun; il se distingue nettement soit au milieu du sarcoplasma, soit au milieu du myoplasma. Le nombre des cellules fusiformes augmente de plus en plus; certaines d'entre elles se divisent par mitose. Quant aux noyaux amitotiques, *ils se multiplient aussi*; les petits noyaux se divisent par étranglement en deux, les gros noyaux peuvent bourgeonner de petits noyaux (fig. 59).

Le muscle perd ensuite sa striation et il se forme ainsi une masse homogène, éosinophile. Il ne faut pas voir dans cette perte de la striation l'action toxique du liquide de la cavité générale. Le premier phénomène est l'individualisation des

cellules fusiformes; en s'appropriant une partie de sarcoplasma, les myoblastes détruisent toute la structure intime des muscles qui devient homogène.

Les myoblastes prolifèrent, ils disloquent ainsi en plusieurs petits cordons cette substance homogène éosinophile qui renferme des noyaux amitotiques normaux. Pendant cette dislocation des fragments du myoplasma modifié renfermant le plus souvent des noyaux amitotiques en karyolyse se détachent et

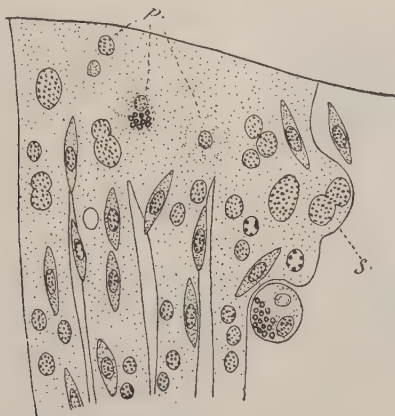


Fig. 59. — Muscle abdominal en histolyse; *p.* phagocytes; *s.* sarcolytes en train de se détacher. Nymphe de 2 jours. Un des petits noyaux larvaires est représenté par mégarde par un rond blanc. $\times 920$.

tombent dans la cavité générale. Sur la figure 59 on voit des sarcolytes qui sont en train de se détacher. La formation des sarcolytes est due essentiellement à deux facteurs : à la dislocation du muscle par les myoblastes en portions d'aspect et de taille variable; à la tendance du myoplasma homogène de prendre une forme sphérique; cette tendance est propre à toutes les substances homogènes plus ou moins liquides.

Les sarcolytes sont des masses très variables comme taille et aspect¹ : ils ont tantôt la forme de petites boules cytoplasmiques renfermant de la chromatine; tantôt des masses plus ou moins

1. Le mot sarcolyte a une signification précise dans le cas de la métamorphose des Mouches; on a désigné ainsi les morceaux de myoplasma détachés du muscle. Chez la Galéruque, les sarcolytes ont ordinairement une constitution plus complexe; rarement ils sont formés du myoplasma seul, le plus souvent ils renferment encore des noyaux en chromatolyse.

volumineuses parsemées par des granulations chromatolytiques. Ces sarcolytes sont englobés soit par les cellules grasses (fig. 60), soit par les phagocytes.

Les phagocytes peuvent immigrer dans le muscle transformé et englober là un morceau. La figure 59 nous montre le cas de cette immigration des phagocytes, deux de ces phagocytes sont marqués par leurs granulations brunes caractéristiques.



Fig. 60. — Muscle abdominal en histogénèse; *g.* cellule grasse; *l.* phagocyte leucocytaire. Nympe âgée de 2 jours. X 920.

Les transformations sont à peu près les mêmes dans les 3 autres muscles de ce groupe et vers ce moment ces quatre muscles histolysés sont confondus. Les cordons longitudinaux deviennent assez minces, les myoblastes commencent à se fusionner¹ avec ces cordons; tandis que ceux-ci renferment encore des noyaux amitotiques, ces derniers continuent à se détacher et à former les sarcolytes. Les noyaux des myoblastes fusionnés cessent aussitôt de se multiplier par mitose; ils grossissent beaucoup et les vacuoles apparaissent dans leur intérieur et fragmentent ainsi les noyaux (fig. 60). Comme nous avons vu à propos des muscles

des organes génitaux, cette multiplication (fragmentation au moyen des vacuoles) succède aux mitoses des myoblastes. Il me semble très peu probable que les noyaux amitotiques soient en état de changer leur mode de division et, au lieu de se diviser par étranglement, se mettent à se diviser au moyen de vacuoles. Cette circonstance nous permet d'affirmer que les muscles imaginaires sont formés exclusivement aux dépens des noyaux mitotiques des myoblastes et que *tous les noyaux*

1. On les voit s'accoler aux colonnes, garder un moment les contours cytoplasmiques distincts qui disparaissent bientôt.

amitotiques sont englobés soit sur place par des phagocytes, soit à l'état de sarcolytes dans la cavité générale. Une partie du myoplasme est donc réemployée, réassimilée par les myoblastes ; cette circonstance favorise la formation rapide des muscles imaginiaux.

Chez l'imago à l'éclosion les fibres (dont chacune provient d'un seul cordon de myoplasma) sont striées, les noyaux occupent une situation superficielle, certains n'ont pas encore terminé leurs divisions au moyen des vacuoles.

Transformations des muscles thoraciques. — Je prendrai pour l'étude le muscle *flexor coxæ metathoracis secundus* (Luks) ou *second fléchisseur de la hanche* (Strauss-Dürckheim). Comme chez *Thymalus marginicollis* (Breed, 03), ce muscle se forme aux dépens de trois muscles larvaires ; j'en choisirai l'antérieur.

Chez la larve âgée, ce muscle a la même structure que le muscle abdominal que je viens d'étudier (fig. 61). La striation et les noyaux sont les mêmes, mais les noyaux mitotiques sont plus nombreux. Les modifications histolytiques de ce muscle commencent de très bonne heure, chez les larves encore actives.

On voit aussi bien au milieu du muscle qu'à sa périphérie certains petits noyaux mitotiques individualiser autour d'eux une portion de protoplasma qui prend légèrement l'hémalun, et cette circonstance les rend bien distincts parmi le sarcoplasme et le myoplasme. Ces myoblastes sont fusiformes, trapus, lors-

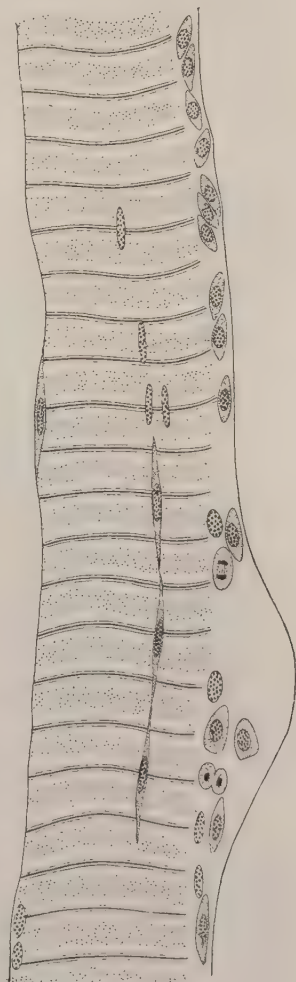


Fig. 61. — Muscle thoracique au début de l'histolyse. Larve âgée. $\times 700$.

qu'ils sont noyés dans le sarcoplasma abondant, ils s'étirent au contraire en forme de fuseaux très longs dans les endroits où il y a peu de sarcoplasma (fig. 61); ces aspects démontrent, semble-t-il, que le protoplasma des myoblastes se forme aux dépens du sarcoplasma et non du myoplasma. Si les myoblastes pouvaient s'assimiler du myoplasme ils auraient partout une forme ramassée. Comme on le voit, les phénomènes sont ici

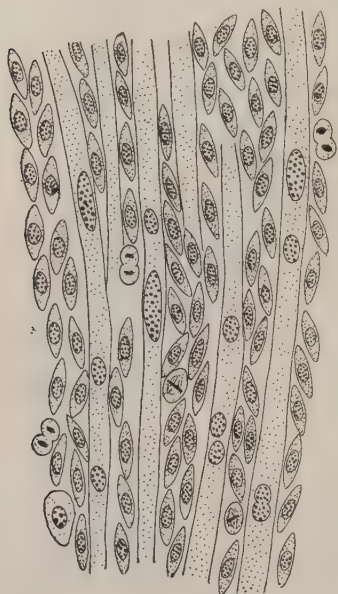


Fig. 62. — Muscle thoracique en histolyse âgée. Larve. $\times 920$.

exactement les mêmes que dans le muscle abdominal que nous avons étudié, avec cette différence que les noyaux mitotiques sont ici plus nombreux. La striation transversale est parfaitement conservée au début. Le processus débute vers le milieu du muscle et se propage vers ses deux extrémités.

Les myoblastes se multiplient activement par mitose (fig. 61) et décomposent tout le muscle suivant sa longueur en plusieurs cordons de myoplasme, de même que dans le muscle abdominal, mais ces cordons sont plus épais. Ces cordons renferment encore des noyaux amitotiques, certains

petits noyaux paraissent se diviser par étranglement. La striation a complètement disparu vers ce moment (fig. 62).

Un peu avant la mue nymphale, les myoblastes s'accolent peu à peu à ces colonnes, qui renferment encore des noyaux mitotiques; en même temps on voit apparaître des sarcolytes entre les colonnes; ces sarcolytes sont très variables comme forme et dimensions, ils peuvent être petits ou énormes; ils sont formés d'une masse protoplasmique qui présente quelquefois une coloration jaune verdâtre; généralement ces masses renferment des granulations chromatolytiques. La seule interprétation possible de ce processus est que le sarcoplasma ou

une partie de myoplasma, avec ou sans noyaux amitotiques, se détache des cordons pour former les sarcolytes. Ces sarcolytes sont bientôt attaqués par les phagocytes : si le sarcolyte est petit, un seul phagocyte l'englobe; s'il est volumineux, plusieurs phagocytes l'entourent, pénètrent dans son intérieur, le disloquent en plusieurs petites portions qu'ils englobent. Je n'ai pas vu les phagocytes englober directement les noyaux amitotiques tant qu'ils restent encore dans les cordons de myoplasme; plusieurs cas que j'ai observés n'étaient pas suffisamment nets.

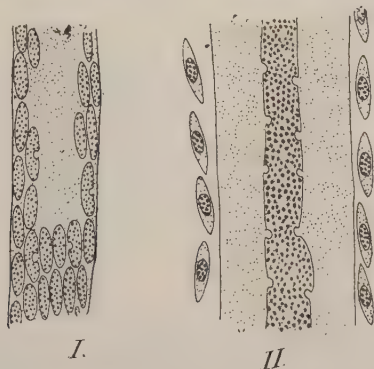


Fig. 63. — Muscle thoracique. — I. cordon musculaire chez la larve âgée. — II. chez la nymphe de 2 jours. $\times 920$.

Il n'est pas rare de trouver les phagocytes entre les myoblastes; quelquefois les phagocytes sont appliqués contre les cordons de myoplasma homogène. Vers le moment de la mue, les cordons ne renferment pas de noyaux amitotiques, ils sont entourés d'une enveloppe presque continue de noyaux mitotiques. La figure 63, I, présente un cordon à cet état; ce cordon est coupé obliquement, et on voit la manière dont les noyaux l'entourent. Certains noyaux se sont déjà allongés et se mettent à se diviser directement *au moyen des vacuoles*; ultérieurement ces noyaux se multiplieront toujours par ce mode et cette circonstance permet de penser qu'aucun des noyaux amitotiques, ni petit, ni gros, ne persiste et ne prend aucune part dans la construction des muscles imaginaires. D'autre part, les cordons ont augmenté plusieurs fois d'épaisseur par suite de cet accolement des myoblastes (cf. fig. 62 et 63, I); si l'on supposait que

les noyaux de ces colonnes dérivent des noyaux amitotiques, tout l'ensemble des cordons et des myoblastes devrait augmenter plusieurs fois d'épaisseur; or cette augmentation de l'épaisseur ne s'observe pas. Une certaine diminution du nombre des myoblastes parle encore en faveur de notre interprétation.

Ensuite ces noyaux gagnent l'axe du cordon et forment là une seule trainée compacte (fig. 63, II) des noyaux qui s'étend d'une extrémité du cordon à l'autre. Cette trainée est interrompue par-ci par-là par des vacuoles. Les myoblastes qui sont restés libres continuent à se multiplier pendant ce temps par mitose. Peu à peu ils s'accolent à la fibre musculaire et donnent les noyaux qui restent à la périphérie du muscle qui s'accroît de cette façon en épaisseur. Ces noyaux se divisent dorénavant toujours directement au moyen des vacuoles. Chez l'imago, les noyaux se distribuent plus uniformément dans toute la fibre dont la section transversale mesure $45\ \mu$ de diamètre. Les disques, épais et minces, sont bien plus étroits que dans les autres muscles ordinaires.

Breed (03) et Anglas (04) regardent les cellules fusiformes comme des cellules trachéales qui prolifèrent par mitose, disloquent le muscle et donnent ensuite les trachées. Cette manière de voir est déjà improbable *à priori*. Il en résulterait que les trachées se trouveraient un moment à l'état diffus, ensuite les cellules se réuniraient entre elles pour donner les trachées. D'après les observations de Vaney (02), de Lübben (07), de Pérez (10), les trachées se forment au contraire à partir des troncs trachéens. J'ai vérifié ce mode de formation des trachées en ce qui concerne la Galéruque.

Les trachées larvaires disparaissent dans le métathorax vers le début de la nymphose. Les nouvelles trachées se forment à partir du tronc trachéen principal du segment abdominal; les trachéoles poussent, leurs cellules émettent des prolongements minces (chimiotropisme?) (fig. 65), qui rappellent ceux des glandes salivaires imaginaires pendant leur accroissement; on peut suivre facilement sur les séries de préparations la

1. L'affirmation de Vaney que les capillaires des muscles thoraciques se forment aux dépens des cellules d'abord isolées, nécessite une confirmation.

marque graduelle des trachées. Elles n'abordent les muscles du vol qu'aux 4^e-5^e jours de la nymphose, c'est-à-dire bien longtemps après l'apparition des cellules fusiformes et après leur disparition. Ayant abordé le muscle, les cellules des trachées envoient à son intérieur de grêles prolongements qui deviendront des capillaires trachéens (fig. 64). La taille des noyaux des cellules des trachées est bien supérieure à celle des noyaux des myoblastes, chez la Galéruque *aucune confusion n'est possible*.

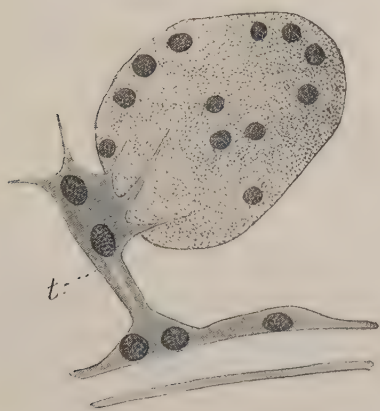


Fig. 64. — Muscle thoracique en coupe transversale.
— I. trachée. Nymphe âgée de 4 jours. X 1100.



Fig. 65. — Trachéole en voie de formation. Nymphe de 3 jours. X 700.

D'ailleurs, si l'on examine les figures de **Breed** lui-même et si l'on compare la figure 19, planche VI qui provient de la jeune nymphe et qui représente des cellules trachéales diffuses (en réalité des myoblastes), avec les figures 14 et 21, planche VI, qui représentent les vraies cellules trachéales de la larve et de la nymphe âgée qui sont en relation avec les trachées, on verra que les noyaux des premières sont 3-5 fois plus petits que ceux des cellules trachéales vraies. Il est bien improbable que cette différence de taille tient à l'état actif de prolifération dans lequel se trouveraient les cellules.

Breed en affirmant que les cellules fusiformes donnent les trachées ne devrait pas se borner à cette simple affirmation, il devrait étudier les transformations des trachées. Il donne des

renseignements très incomplets sur l'histogénèse des muscles; il a pris pour des parasites intra-cellulaires les inclusions des phagocytes, et je crois inutile d'insister davantage sur ses résultats.

Le *muscle adducteur de la mandibule* est constitué chez la larve par un grand nombre de fibres qui divergent en éventail à partir d'un tendon commun pour se fixer sur la paroi de la tête. Leur striation est différente de celle d'autres muscles; les disques épais sont plus larges, les disques minces sont plus étroits. Les stries N ne sont pas distinctes tandis que sur d'autres muscles voisins du prothorax ces stries sont bien visibles (fig. 66).

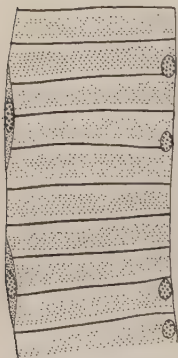


Fig. 66. — Une fibre du muscle adducteur de la mandibule. Larve âgée. $\times 700$.

Le sarcoplasma entoure chaque fibre à la périphérie, il s'insinue ensuite dans le myoplasma sous forme de lamelles très minces à parcours sinueux. Quant aux noyaux du muscle, ils sont les mêmes qu'ailleurs; il y a de petits noyaux pauvres et riches en chromatine, la différence entre eux est plus nette ici qu'ailleurs. Les gros noyaux sont plus rares.

Le début de la transformation est ici le même qu'ailleurs; les noyaux riches en chromatine qui sont peu nombreux individualisent autour d'eux une portion du sarcoplasma (fig. 66). La striation est nette à ce moment. Quant aux autres noyaux, ils commencent à se diviser par amitose et cette multiplication amitotique est plus active que dans d'autres muscles.

Les changements ultérieurs sont délicats à décrire; ces changements intéressent surtout le myoplasma; les noyaux restent longtemps normaux. Le myoplasma perd sa striation, mais il ne devient pas homogène, il devient réticulaire, alvéolaire. La substance des disques épais est éosinophile, celle des disques minces est incolore. On voit, par exemple, à l'extrémité de certaines fibres quelques bandes transversales des disques épais et minces assez régulières; vers le milieu de la fibre la substance

des disques épais ne garde pas la forme des bandes régulières, mais devient comme déchiquetée, elle émet des prolongements dans les disques minces (fig. 68, I) et tend à se réunir à travers ces disques; plus loin, la substance éosinophile des disques épais s'est réunie par des anastomoses à travers les disques minces. Il en résulte un aspect réticulaire — le réticulum est formé par la substance éosinophile des disques épais, les mailles sont occupées par la substance des disques clairs (fig. 67).

Les myoblastes en s'individualisant détruisent la structure intime du muscle; la substance des disques clairs et celle des disques épais ne sont plus maintenues à leur place et elles se mélangent ainsi. L'aspect présenté par les différents individus est très variable : tantôt les vacuoles sont relativement grandes et peu régulières, comme je l'ai représenté à la figure 67; tantôt elles sont plus petites et plus régulières, le muscle a alors l'aspect régulièrement alvéolaire; tantôt ces vacuoles sont encore plus petites et le muscle est presque homogène. Tous ces aspects dépendent du mélange plus ou moins intime des disques minces et épais. Je ne crois pas qu'il faille imputer ces changements dans la struc-

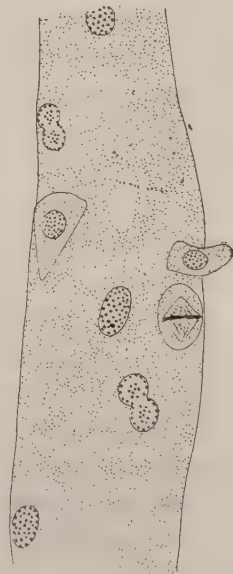


Fig. 67. — Une fibre de l'adducteur de la mandibule en histolyse. Coupe longitudinale. Larve âgée. $\times 1400$.

ture du muscle à l'action du liquide de la cavité générale (« sac extravasé du tube digestif » de Berlese, les enzymes des lyocytes d'Anglas); le muscle se transforme ainsi tout entier; si le liquide de la cavité générale le dissolvait, il devrait présenter à sa périphérie un autre aspect qu'à son milieu. Ce qui importe à remarquer, c'est que les noyaux amitotiques qui restent immergés dans le muscle transformé présentent toujours leur aspect le plus normal; et l'on sait à quel degré les noyaux sont sensibles aux différentes influences nocives. Le muscle se trouve dans ses conditions

habituelles; ce qui est changé, c'est le départ des myoblastes qui a détruit toute son architecture intime. Il est possible que, si ce muscle était complètement privé des noyaux mitotiques, il garderait sa structure normale au moment de l'attaque phagocytaire comme cela a lieu chez les Mouches.

C'est à ce moment qu'on peut voir les phagocytes vacuolaires immigrer dans ce muscle ainsi modifié, mais cette immigration est très peu active. Grâce à cette action des phagocytes qui pénètrent et englobent par-ci par-là une portion, soit grâce aux mouvements des myoblastes soit grâce aux variations de la tension superficielle le muscle se désagrège peu à peu en boules de tailles différentes, mais cette désagrégation est progressive et très lente. Vers ce moment les noyaux amitotiques qui avaient gardé jusqu'ici leur aspect normal commencent à dégénérer, leurs contours deviennent moins nets, ils tendent à s'agglomérer les uns avec les autres. Lorsqu'ils tombent en sarcolytes, ils peuvent soit se présenter dans cet état, soit le plus souvent subir une chromatolyse (fig. 69, B). Comme cette désagrégation du muscle est très lente, on pourrait avoir au premier abord l'impression que le muscle se dissout dans le liquide de la cavité générale. A une étude plus attentive on peut facilement trouver des sarcolytes englobés par les phagocytes. Je n'ai pas trouvé de phagocytes ayant englobé les sarcolytes dont les noyaux soient normaux.

Une constatation intéressante qui découle de l'étude de ce muscle c'est que ce muscle ne disparaît pas entièrement, une partie persiste sous forme de myoblastes diffus, qui se multiplient par karyokinèse. Que deviennent-ils? Il est probable qu'ils sont employés pour la formation d'autres muscles imaginaires. Il est impossible d'en fournir une preuve directe parce que ces myoblastes ne présentent aucun caractère distinctif, mais on peut voir par exemple par endroits une trainée des myoblastes qui partent d'une fibre musculaire de l'adducteur de la mandibule, pour s'accumuler sous l'hypoderme, et là il se formera des muscles imaginaires entièrement différents de l'adducteur larvaire de la mandibule.

Berlese (01) est également arrivé à une conclusion analogue.

Cela peut paraître bizarre, mais cela est bien moins étrange que, par exemple, la formation de l'intestin moyen par les cellules dérivées de la valvule œsophagienne. Or, dans ce dernier cas, aucun doute n'est possible.

Les *muscles des pattes* ont la même structure que les muscles du corps; les stries N sont nettement distinctes. Les noyaux sont les mêmes que dans d'autres muscles. La première modification est toujours la même — l'individualisation des myoblastes. Cette individualisation est très précoce, la striation est parfaitement normale à ce moment; et les *muscles peuvent se contracter à ce moment, car la larve peut marcher encore*, quoique plus lentement, que d'habitude.

Ces muscles présentent ensuite à peu près les mêmes transformations que l'adducteur de la mandibule, seulement les myoblastes sont bien plus nombreux. Les noyaux amitotiques peuvent se multiplier directement. Le muscle perd ensuite sa striation et devient vacuolaire comme l'adducteur de la mandibule (fig. 68, I). La substance des disques épais se mélange à travers la substance des disques minces pour former un réticulum. Les myoblastes quittent le muscle où ils étaient nés (fig. 68, II). Il se forme des sarcolytes qui renferment ou non des noyaux amitotiques (fig. 68, II; 69, 1) et certains myoblastes peuvent rejeter des boules autotoxiques avant de subir une mitose (fig. 69, 2). Les sarcolytes sont peu à peu englobés par les phagocytes; cette action est si lente qu'on croirait d'abord à une dissolution humorale; ce n'est qu'après avoir examiné un nombre suffisant de préparations qu'on trouve des phagocytes renfermant des sarcolytes. Il est probable qu'une partie des sarcolytes passent dans la cavité générale du corps et ce n'est que là qu'ils seront englobés.

Au moment où la larve s'apprête à muer, les sarcolytes ont



Fig. 68. — Muscle des pattes en histolyse. I. $\times 1000$; II. $\times 700$.

déjà disparu de la cavité des pattes ; les myoblastes libres sont disséminés dans cette cavité. Chez la nymphe à peine éclos, ils s'associent déjà pour former des fibres et se divisent directement toujours au moyen des vacuoles. Un certain nombre des myoblastes reste libre à côté de ces fibres ; ils se multiplient par mitose et se fusionnent plus tard avec les fibres. Chez l'imago les fibres striées divergent en éventail ; une bande de sarcoplasma axile renferme des noyaux qui dérivent des myoblastes qui se sont fusionnés au début de la nymphose. Les fibres sont entourées par du sarcoplasme périphérique, dont les noyaux

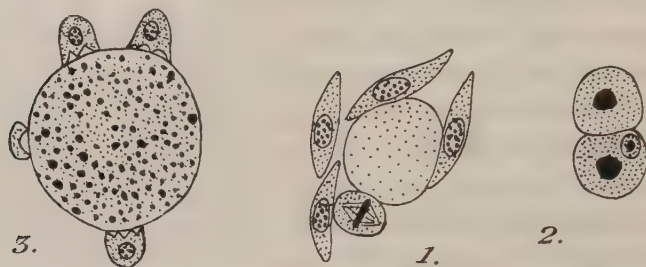


Fig. 69. — 1. myoblastes quittent un petit sarcolyte. $\times 1400$; 2. cas très rare de myoblaste rejetant une boule autotomique. $\times 2800$; 3. phagocytes attaquant un sarcolyte. $\times 600$.

proviennent des myoblastes qui sont restés d'abord libres dans la cavité des pattes.

En résumé, les muscles larvaires des pattes disparaissent, leurs noyaux mitotiques persistent et forment les muscles imaginaires qui sont entièrement distincts des premiers.

En résumé les noyaux des muscles étudiés sont de deux sortes : les uns sont des noyaux mitotiques qui se multiplient par karyokinèse pendant les mues larvaires et qui deviendront les myoblastes imaginaires ; les autres sont des noyaux amitotiques dont on peut distinguer plusieurs catégories qui sont probablement le résultat de l'adaptation fonctionnelle différente.

Le premier changement subi par le muscle — c'est l'individualisation des myoblastes qui entraîne comme conséquence soit la perte de la striation soit l'aspect réticulaire du muscle. Au début de l'histolyse le muscle non seulement conserve sa stria-

tion intacte, mais il est capable même de se contracter. Ce fait me permet de réfuter la manière de voir d'Anglas (01) et de Henneguy (04), qui croient que les tissus disparaissent parce qu'ils ne travaillent pas. Or les muscles des pattes de la Galéruque travaillent et ils subissent l'histolyse quand même.

Ce fait nous permet encore de supposer que l'influence du système nerveux sur l'histolyse ou l'histogénèse n'existe guère. Le muscle histolysé reçoit pour ainsi dire une très forte excitation d'accroissement; les noyaux mitotiques et amitotiques se mettent à proliférer, il n'y a que les premiers qui persistent, les noyaux amitotiques se trouveront peu à peu, par suite de la marche naturelle du processus dans des conditions défavorables, ils tomberont en sarcolytes et subiront la chromatolyse. Quelquefois ils subissent la chromatolyse avant tomber en sarcolytes.

Les phagocytes se bornent surtout à détruire les sarcolytes. Rarement ils immigrent à l'intérieur du muscle. Quant à la signification des cellules fusiformes, je me range à l'opinion de Karawaiew, de Terre, de Berlese et de Pérez : ce sont des myoblastes. Chez la Galéruque, ils dérivent des noyaux mitotiques. Les figures de Breed me font penser qu'il en est de même chez *Thymalus marginicollis*. Chez les Hyménoptères, ils dérivent des petits noyaux qui existent dans les muscles larvaires, comme l'ont pensé Karawaiew et Terre. Telle est l'opinion actuelle de Pérez (communication verbale). L'opinion de Berlese sur l'origine des myoblastes est peu probable et ne correspond pas aux faits (d'après les observations de Pérez (10) et d'après les miennes propres). Berlese doit admettre que la karyokinèse peut succéder à la division directe du noyau.

Il est probable donc que chez les Coléoptères et les Hyménoptères est réalisé le même type des transformations musculaires : dans ces deux ordres les myoblastes sont d'origine interne par rapport au muscle. Les Mouches représentent un autre type (Pérez, 10) : là les myoblastes sont d'origine externe par rapport au muscle larvaire. Mais les phénomènes ultérieurs

de l'histogénèse musculaire sont très comparables, comme on peut s'en convaincre en rapprochant les descriptions précédentes de celles que Pérez a données pour *Calliphora*¹.

1. Hulst (06) doit avoir confondu les phagocytes avec les myoblastes et une partie de ses phagocytes qui dérivent, d'après lui, du tissu conjonctif sont probablement des myoblastes d'origine externe par rapport au muscle. Si cette supposition se vérifie, les muscles de *Culex pungens* présenteront le même type de transformations que les muscles de *Calliphora*.

XII

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Je n'ai pas l'intention de reprendre ici la question des métamorphoses des insectes dans toute son ampleur, mais je dois indiquer les conclusions auxquelles me conduisent mes observations.

I. Les *phénomènes d'autotomie cellulaire* sont le résultat le plus important de mes recherches. *Une cellule peut revenir en arrière dans son évolution, d'un état différencié elle peut passer à un état moins différencié en rejetant une partie de sa substance, et se différencier ensuite dans un autre sens. L'évolution des éléments histologiques est donc réversible jusqu'à un certain degré.*

Les cellules hypodermiques, les cellules de l'épithélium des intestins antérieur et postérieur, des myoblastes, les cellules fusiformes dérivées de la valvule œsophagienne, les cellules de la matrice des trachées, des cellules nerveuses rejettent chez la Galéruque pendant sa métamorphose des produits plus ou moins semblables formés de la chromatine et du cytoplasma (« boules autotomiques »). Les tubes contournés de Malpighi rejettent leur paroi cytoplasmique interne et s'en reforment une autre. Les cellules des poils rejettent une partie du cytoplasma sous forme de petites granulations. Mais le cas le plus remarquable est celui des cellules tendineuses qui rejettent leur partie la plus spécialisée consistant en tonofibrilles et elles deviennent ainsi des cellules hypodermiques ordinaires; et, au contraire, des cellules hypodermiques ordinaires peuvent devenir des cellules tendineuses.

Cette notion de dédifférenciation n'est pas nouvelle; plus ou

moins nettement exprimée, elle se rencontre chez différents auteurs qui étudiaient les métamorphoses internes des insectes. Deegener (04 et 08) a décrit en particulier quelques processus de régénération qui peuvent rentrer dans la catégorie d'autotomie cellulaire. Pérez (10) a décrit plusieurs cas intéressants de la dédifférenciation des tissus : 1° le cas des cellules des papilles rectales qui rejettent des boules cytoplasmiques ; 2° le cas des tubes de Malpighi qui concrètent pour un moment une partie de leurs substances sous forme d'amas sphériques ; 3° le cas des muscles de l'intestin moyen où le myoplasma est abandonné par les noyaux rajeunis.

Mais les métamorphoses internes de la Galéruque présentent un intérêt particulier sous ce point de vue grâce à la très grande intensité de ce processus. En effet, chez la Galéruque, la plus grande partie de tissus passe de la larve à l'imago après avoir passé par un stade de dédifférenciation. Chez les Mouches, au contraire (Pérez, 10), c'est la plus grande partie des tissus larvaires qui est détruite, la plus grande partie des tissus imaginaires est formée à nouveau. Chez les Mouches l'écart entre les tissus spécifiques larvaires et ceux d'imago est trop considérable pour que les cellules larvaires soient capables de se réadapter à des conditions nouvelles — elles périssent.

On a voulu graduer (Korotneff, Kellog, Vaney, Giard, Henneguy) les métamorphoses selon l'absence ou la présence de phagocytose, cela me paraît erroné. Les débris des tissus larvaires disparaissent toujours par la phagocytose ; il n'y a pas de dissolution humorale ni de lyocytose, qui est sa variété.

Ce qui distingue la métamorphose très accentuée de la métamorphose peu accentuée, c'est la quantité des éléments qui passent de la larve à l'imago. A cet égard, l'opposition entre la métamorphose de la Galéruque et celle de *Calliphora* est très nette.

Les phénomènes d'autotomie cellulaire présentent un intérêt de biologie générale. Une étude détaillée de ces phénomènes nous fera savoir plus intimement les processus de la vie des cellules ; elle nous fera surtout mieux connaître la nature de ces phénomènes mystérieux qui portent les noms de différenciation, de spécialisation, etc.

Les matériaux que j'apporte sont trop insuffisants pour que j'y insiste, mais je crois pouvoir indiquer une conséquence que l'on peut tirer des phénomènes d'autotomie cellulaire.

Il me semble qu'il doit y avoir des différences entre les différentes particules de la chromatine ou du cytoplasma; les granulations chromatiques rejetées doivent se distinguer sous quelque rapport des granulations qui restent dans le noyau; il doit en être de même pour le cytoplasma. Si les moyens histologiques employés n'ont pas permis de déceler préalablement dans tous les cas cette différence, cela était au moins possible dans le cas des cellules tendineuses et des cellules des tubes contournés de Malpighi. Dans les deux cas ce doit être la partie la plus spécialisée de la cellule qui est rejetée.

II. La *phagocytose* existe chez les Coléoptères. C'est à tort que les différents auteurs n'ont pas voulu admettre son existence chez les Holométaboles inférieurs. Non seulement la phagocytose existe chez les Coléoptères, mais elle y est même plus variée que chez les Mouches. Chez les Coléoptères il y a au moins cinq espèces de phagocytes : 1° les phagocytes leucocytaires; 2° les cellules grasses; 3° les cellules épithéliales de l'intestin moyen; 4° les cellules de remplacement de cet intestin; 5° les cellules des tubes de Malpighi.

La faculté de digestion intracellulaire est, comme le remarque justement Pérez (02), une propriété primordiale des cellules animales; chez les Coléoptères, animaux plus inférieurs que les Mouches, les différents tissus conservent encore cette faculté, tandis que chez les Mouches elle n'est plus alors que l'attribut exclusif des leucocytes.

L'opinion de Korotneff, de Giard, de Henneguy, que la phagocytose est une modification cœnogénétique apparue dans les métamorphoses accentuées, me paraît peu soutenable¹.

Quels sont les éléments qui sont phagocytés?

1. La faculté excrétrice est aussi plus répandue dans les tissus des Coléoptères que chez les Insectes supérieurs.

Chez les Hyménoptères, lorsque les tubes de Malpighi ne fonctionnent plus, les urates s'accumulent dans les cellules spéciales, chez les Muscides dans les cellules grasses. Chez la Galéruque les excréments éliminés d'abord par les tubes de Malpighi apparaissent dans les cellules grasses, elles sont éliminées ensuite par l'hypoderme et l'épithélium des intestins antérieur et postérieur.

On peut en distinguer plusieurs sortes.

1° Ce sont les différents produits d'autotomie cellulaire qui sont rejetés par les cellules des différents tissus. Dans ce cas les phagocytes se bornent à balayer la poussière de ces boules qui encombre les rouages de l'organisme. Quant à la formation de ces boules, on ne peut songer à y voir l'action digestive du liquide de la cavité générale ou des autres éléments étrangers. Les boules autotomiques sont le produit de l'activité propre des plastides qui vivront encore très longtemps; cette formation se relie peut-être aux phénomènes d'excrétion ou de sécrétion, et l'on sait bien à présent que ce sont essentiellement des phénomènes d'activité cellulaire.

2° La catégorie suivante est constituée par des cellules entières dont le noyau est en chromatolyse ou en pycnose au moment de phagocytose. Ce sont les cellules hypodermiques, les glandes prothoraciques, les cellules larvaires des tubes de Malpighi, les cellules grasses, les cellules péricardiales et enfin les sarcolytes.

Dans ce cas les phagocytes débarrassent simplement l'organisme de ces cellules qui sont dans un état anormal.

Les phénomènes de chromatolyse et de pycnose ne sont pas suffisamment éclaircis; mais je ne crois pas qu'ils soient provoqués par l'action dissolvante du liquide de la cavité générale. Lorsque les éléments sont vraiment digérés, comme cela a lieu pour l'épithélium nymphal rejeté dans la cavité de l'intestin postérieur, la chromatine ne subit ni chromatolyse, ni pycnose, mais elle se cristallise sous forme de lamelles carrées.

Il est d'ailleurs certain que les phénomènes de chromatolyse ou de pycnose ne sont pas limités à la crise nymphale; j'ai trouvé, par exemple, des pycnoses des cellules grasses de la Galéruque au moment des mues larvaires. Je suis incliné à considérer ces processus comme des actes essentiellement cellulaires, comme une sorte de réaction suprême des cellules contre des conditions défavorables. Cela me paraît probable pour les cellules hypodermiques qui rejettent des boules autotomiques avant la chromatolyse (fig. 4,4).

Les noyaux des cellules des tubes libres de Malpighi ne subissent la chromatolyse qu'après que ces cellules sont déplacées

pour ainsi dire par les cellules de remplacement. Ces dernières sécrètent-elles des enzymes histolytiques particulières? Ces cellules sont avant tout des cellules embryonnaires non différenciées et tout l'ensemble de nos connaissances tant sur la manière d'être des cellules embryonnaires, que sur le processus et les conditions de la sécrétion des enzymes, est défavorable à cette conception. Il est plus simple de penser que le fait de prolifération de jeunes cellules met les cellules larvaires dans des conditions défavorables. Quant à la formation des sarcolytes, il est impossible d'y voir l'action dissolvante du liquide de la cavité générale. Pourquoi les sarcolytes se forment-ils d'abord dans certains muscles et ensuite dans d'autres? Pourquoi cette formation des sarcolytes est-elle toujours précédée par la formation et par la prolifération des myoblastes? Pourquoi certains noyaux se divisent-ils directement, tandis que d'autres voisins succombent par chromatolyse?

J'ai déjà essayé de montrer que le processus de la formation des sarcolytes débute par l'individualisation des myoblastes; il suit ensuite sa marche graduelle et aboutit enfin à la chromatolyse des noyaux amitotiques.

Quant aux cellules péricardiales de l'extrémité postérieure du corps, il est très probable que la première cause de leur destruction, c'est la réduction de l'espace qui leur est réservé. Il est probable qu'il en est de même pour les cellules grasses; la réduction de l'espace rend plus acharnée leur lutte pour l'existence et les éléments succombent par chromatolyse. Il faut remarquer que cette réduction de l'espace est très lente et progressive; le volume du corps diminue beaucoup au début de la nymphose, mais le volume du tube digestif diminue également. Au moment de la nymphose les cellules grasses remplissent entièrement la cavité générale. Au fur et à mesure que l'intestin moyen augmente de dimensions, l'espace qui leur est réservé se réduit de plus en plus. C'est là qu'il faut chercher l'explication de ce fait que la chromatolyse des cellules grasses est diffuse, peu intense et dure toute la nymphose.

3° La troisième catégorie des éléments phagocytés est présentée par les cellules dont le noyau reste normal au moment de la

phagocytose, mais dont le cytoplasma présente certaines modifications. Ce sont les glandes hypodermiques à 3 noyaux, les glandes salivaires et rarement les sarcolytes. J'ai déjà donné l'interprétation de ces cas (p. 36, 100).

4° La quatrième catégorie est présentée par les cellules épithéliales de l'intestin moyen larvaire dont le noyau et le cytoplasma restent normaux, mais dont le volume se réduit (p. 56).

5° Les cellules des poils nymphaux, les œnocytes¹, les œnocytoïdes, quelquefois les glandes hypodermiques à 3 noyaux forment la dernière catégorie; ces éléments sont attaqués par les phagocytes lorsqu'on n'aperçoit aucune modification à leur intérieur. Il est difficile d'expliquer ces cas : on est obligé d'admettre une modification de ces éléments préalable à la phagocytose, qui est imperceptible au microscope. Ces faits excluent d'ailleurs la possibilité de l'action digestive du liquide de la cavité générale.

III. *Le premier phénomène de la métamorphose de la Galéruque* est la prolifération de nombreux éléments.

Les cellules hypodermiques, les disques imaginaires, les cellules de la valvule œsophagienne, les cellules grasses, les petites cellules des tubes de Malpighi, les myoblastes imaginaires, les noyaux mitotiques et amitotiques des muscles, l'épithélium de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur, les cellules nerveuses des ganglions cérébroïdes, les œnocytes, les gonades, — tout prolifère. Les phénomènes histolytiques ne se manifestent qu'après. Cela est non seulement vrai d'une façon générale pour l'ensemble des processus qui se passent pendant la métamorphose, mais même quelquefois pour certains tissus pris individuellement. Ainsi, dans l'hypoderme, le corps gras, les tubes libres de Malpighi, les karyokinèses précèdent les karyolyses. Pour les muscles, c'est même individuellement, dans chaque muscle, que la prolifération des éléments précède les phénomènes histolytiques.

En somme, mes observations me conduisent à accepter la

1. Les œnocytes larvaires non épuisés dans la production des œnocytes imaginaires peuvent présenter, avant leur phagocytose, une formation des vacuoles dans leur cytoplasma.

manière de voir de **Ch. Pérez**. Quant à sa théorie de la crise de maturité sexuelle, mes observations ne me permettent pas de me prononcer ni pour ni contre cette théorie.

Je me borne à constater que la métamorphose de la Galéruque commence par la multiplication de certains éléments; je n'ai pas l'intention de chercher l'explication pourquoi les tissus larvaires, au lieu de continuer de s'accroître toujours de la même façon, se mettent à un certain moment à proliférer d'une autre manière et à évoluer dans un autre sens.

IV. *La signification de la nymphe.* — On admet généralement que la nymphe est une larve modifiée. **Boas** (99), au contraire, croit que la nymphe est un stade de repos intercalé.

J'écarte de propos délibéré toutes les réflexions *à priori* qui conduisent les auteurs à accepter telle ou telle manière de voir. J'écris ces lignes non parce que je juge le nombre des observations suffisant pour la solution de cette question, et non parce que je suis convaincu de la justesse de mes conclusions, mais pour montrer que l'opinion courante n'est pas si solide que l'on croit.

Je pense que chez la Galéruque, au point de vue des transformations internes, la nymphe n'existe pas pour ainsi dire. En effet il n'y a pas d'hypoderme nymphal spécial (voir la note, p. 22), ni de tube digestif nymphal spécifique. Il n'y a ni muscles ni trachées propres à la nymphe. Les glandes salivaires ou les tubes de Malpighi n'existent pas chez la nymphe. Il n'y a pas de forme nymphale spéciale pour les œnocytes. Le corps adipeux, aggloméré chez la larve et l'imago, est dissocié chez la nymphe (caractère aberrant). J'ai montré que l'existence de l'intestin nymphal que les auteurs allemands avaient cru apercevoir est très douteuse. On n'a constaté aucun organe propre à la nymphe. L'existence chez la Galéruque de glandes nymphales hypodermiques et de poils nymphaux est en relation directe avec le processus même de la mue, et ne peut pas être indiquée comme la preuve de l'individualité de la nymphe. Les tissus de la Galéruque évoluent généralement d'une façon directe du stade larvaire au stade imaginal. La nymphe apparaît comme le passage direct de la larve à l'imago; aucune

observation ne permet de croire que la nymphe ait mené autrefois une existence libre ; il est plus naturel de regarder la nymphe comme un stade de passage provoqué par la divergence des structures de la larve et de l'imago. Mais quelle mue est surajoutée ? Est-ce la mue nymphale ou la mue imaginale ? Je ne peux répondre à cette question que sous toutes réserves. Il est probable que chez les insectes sans métamorphoses, les phénomènes de la mue imaginale et des mues larvaires sont très analogues. Comparons la mue nymphale et la mue imaginale des Holométaboles avec les mues larvaires tant que nos connaissances fragmentaires nous permettent de le faire.

Chez la Galéruque le corps adipeux, les ganglions cérébroïdes, les noyaux des muscles prolifèrent au moment des mues larvaires et nymphale, non au moment de la mue imaginale. Chez *Bombyx mori* l'épithélium de l'intestin moyen subit une rénovation au moment des mues larvaires et de la mue nymphale, non pendant la mue imaginale (Verson, 05). Chez cette espèce les anneaux œsophagiens et pyloriques prolifèrent pendant les mues larvaires et nymphale, non au moment de la mue imaginale. Chez *Cybister Roeseli*, la mue nymphale de l'intestin moyen présente un caractère plus normal que la mue imaginale.

Donc la mue nymphale paraît présenter des caractères plus normaux que la mue imaginale. Les œnocytes imaginaires se forment au moment de la mue nymphale et non pendant la mue imaginale. Ces observations nous permettent-elles de regarder la mue imaginale comme une mue surajoutée et la mue nymphale comme une mue imaginale ancestrale avortée ?

L'animal muerait pour se transformer non en nymphe (je demande pardon de cette expression finaliste), mais en imago ; il prend à peu près la forme imaginale, mais l'état des organes internes ne lui permet pas de devenir directement imago et la mue s'arrête à mi-chemin, la cuticule reste non pigmentée. Les tissus évoluent pendant ce temps d'une façon directe vers la forme des tissus imaginaires. La mue imaginale se produit dès que l'état des muscles et du système nerveux permet à l'imago d'éclore ; tandis que l'évolution d'autres tissus peut ne pas être encore terminée (le tube digestif, les glandes salivaires, les tubes de

Malpighi n'acquièrent pas chez la Galéruque leur structure définitive au moment de la mue imaginale). Les observations sont d'ailleurs trop peu nombreuses pour qu'on puisse être affirmatif à ce sujet, et on doit laisser pour le moment sans réponse la question de la signification de la nymphe.

LISTE DES AUTEURS CITÉS

1899. ANGLAS (J.). — Sur l'histolyse et l'histogenèse des muscles des Hyménoptères pendant la métamorphose, *C. R. Soc. Biol.*
1900. — Sur la signification des termes phagocytose et lycocytose, *C. R. Soc. Biol.*
1900. — Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. *Bull. Sc. France et Belgique*, t. XXXIV.
1902. — Nouvelles observations sur les métamorphoses internes, *Archiv. d'Anat. micr.*, t. V.
1904. — Du rôle des trachées dans la métamorphose des insectes, *C. R. Soc. Biol.*, t. LVI, p. 175.
1904. — Rapports du développement de l'appareil trachéen et des métamorphoses, *C. R. Acad. de Paris*, t. CXXXVIII, p. 300.
1893. BATAILLON (E.). — La métamorphose du Ver à soie et le déterminisme évolutif, *Bull. Sc. France et Belgique*, t. XXV.
- 1900-01. BERLESE (A.). — Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici, *Rivista di Pathologia vegetale*, X-XI.
1901. — Vorgänge welche während der Nymphosis der metabolischen Insecten vorkommen, *Zool. Anz.*, XXIV.
1899. BOAS (J. E. V.). — Einige bemerkungen über die Metamorphose der Insecten, *Zool. Jahrbücher Spengel. Syst.*, Bd. XII.
1903. BREED (R. S.). — The changes which occur in the muscles of a Beetle, *Thymalus marginicollis* Chev., during metamorphosis, *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College*, vol. XL, n° 7.
1899. COMESTOCK and NEEDHAM. — The wings of Insects Ithaca. U. S. A., *Amer. Natur.*, 1898-1899.
1900. DEGENER (P.). — Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*, *Zeits. f. wiss. Zool.*, Bd. LXVIII.
1904. — Die Entwicklung des Darmcanals der Insecten während der Metamorphose. Teil I. *Cybister ræseli* Curtis, *Zool. Jahrb. Anat.* Bd. XX.
1908. — Die Entwicklung des Darmcanals der Insecten während der Metamorphose. Teil II. *Malacosoma castrensis* L., *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. XXVI.
1908. DOCTERS VAN LEEUWEN (W.). — Beiträge zur Kenntniss der Metamorphosen. Die microscopische Anatomie des Darmcanals und dessen Drüsen von *Isosoma graminicola* GIRAUD; *Tydschrift der Ned. Dierk. Vereen.*, 2^e série, XI.
1901. ENRIQUES (P.). — Sulla ninfosi nelle Mosche, *Anat. Anzeiger*, Bd. XX.
1902. — Sulla ninfosi nelle Mosche, *Anat. Anzeiger*, Bd. XXI.
1863. FABRE (J.-H.). — Étude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les Insectes, *Ann. Sc. Nat. Zool.*, (4) v. XIX.
1876. GANIN. — Matériaux pour l'histoire du développement post-embryonnaire des Insectes (en russe), *Travaux du 5^e Cong. de la Soc. des Nat. et Médec. russes*. Varsovie. Résumé par HOGER, *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, v. 28.
1894. GONIN (J.). — Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères. De la formation des appendices imaginaires dans la chenille de *Pieris Brassicæ*, *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, v. XXX.

1900. GIARD (A.). — Sur le déterminisme de la métamorphose, *C. R. Soc. Biol.*
1900. HENNEGUY (F.). — Le corps adipeux des Muscides pendant la métamorphose, *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CXXXI.
1904. — *Les Insectes*, Paris.
1909. HOLLANDE (A. CH.). — Contribution à l'étude du sang des Coléoptères, *Arch. Zool. Exp. et Génér.* (5), t. II.
1906. HULST (F. A.). — The histolysis of the Musculature of *Culex pungens* during Metamorphosis, *Biol. Bull. Woods Holl.*, vol. XI.
1898. KARAWAIEW (W.). — Die nactembryonale. Entwicklung von *Lasius flavus*, *Zeitsch. f. w. Zool.*, Bd. XLIV.
1899. — Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*, *Biol. Centralblatt*, Bd. IX.
1901. KELLOG (V.-C.). — Phagocytosis in the postembryonic development of the Diptera, *Amer. Nat.*, vol. XXXV.
1892. KOROTNEFF (A.). — Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insecten, *Biol. Centralblatt*, Bd. XII.
1894. — Zur Entwicklung der Mitteldarm bei den Arthropoden, *Biol. Centralblatt*, Bd. XIV.
1900. KOSCHEWNIKOFF. — Ueber den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene (*Apis mellifera*), *Zool. Ant.*, Bd. XXIII.
1887. KOWALEWSKY (A.). — Beiträge zur Kenntniss der nachembryonalen Entwicklung der Musciden, *Zeit. f. w. Zool.*, Bd. XLV.
1899. KRÜGER (E.). — Ueber die Entwicklung der Flügel der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Kafer, *Dissert. Göttingen*.
1898. LECAILLON (A.). — Recherches sur l'œuf et sur le développement de quelques Chrysomélides, *Thèse de Paris et Arch. d'Anat. micr.*, t. II.
1881. LOCKWOOD (S.). — Notes on the Elm-tree Leaf-beetle (*Galeruca anthomela*), *The American naturalist*, v. XV.
1907. LÜBBEN (H.). — Ueber die innere Metamorphose der Trichopteren, *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. XXIV.
1883. LUKS (C.). — Ueber die Brustmuskulatur der Insekten, *Jena. Zeit. Naturwiss.*, Bd. XVI.
1889. MARCHAL (P.). — Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote. L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés, *Mém. Soc. Zool. France*.
1901. MÈNÉGAUT (A.). — Sur la biologie de la Galéruque de l'Orme, *C. M. Acad. Sc. Paris*, t. CXXXIII.
1906. MERCIER (M.-L.). — Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens Anoures et des Insectes, *Thèse de Nancy et Arch. Zool. Exp. et Gén.*, (4) t. V.
1907. METALNIKOV (S.). — Zur Verwandlung der Insecten, *Biol. Centralblatt*, Bd. XXVII.
1908. — Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria melonella*, *Arch. Zool. Exp. et Gén.*, (3) t. VIII.
1899. METSCNIKOFF (E.). — Études sur la résorption des cellules, *Ann. Inst. Pasteur*.
1897. MÖBUSZ. — Ueber den Darmcanal der *Anthrenus* Larve, nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration, *Arch. f. Naturgesch.*
1899. PÉREZ (CH.). — Sur la métamorphose des Insectes, *Bull. Soc. Entomologique de France*.
1902. — Contribution à l'étude des métamorphoses, *Thèse de Paris et Bull. Sc. de la France et de la Belgique*, t. XXXVII.
1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg), *Arch. Zool. Exp. Gén.*, S. V., t. IV.
1904. PLOTNIKOFF (W.). — Ueber die Hautung und über einige Elemente der Haut bei den Insecten, *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd. 7 h.
1909. POYARKOFF (E.). — Rôle phagocytaire du corps gras chez la Galéruque de l'Orme pendant la métamorphose, *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVI.
1909. — L'intestin moyen de la Galéruque de l'Orme pendant la métamorphose, *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVI.

1904. PRENANT (A.), P. BOUIN et L. MAILLARD. — *Traité d'histologie*, I, Paris, Schleicher.
1888. REES (J. VAN). — Beiträge zur Kenntniss der Inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*, *Zool. Jahrb. Anat.* Bd. III.
1896. RENGEL (C.). — Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose, *Zeitschr. f. w. Zool.*, Bd. LXII.
1898. — Ueber die periodische Abstossung und Neubildung der gesammten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*, *Zeitsch. f. w. Zool.*, Bd. LXIII.
1904. RÖSSIG (H.). — Von welchen Organen der Gallenwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus?, *Zool. Jahrb. Syst.*, Bd. XX.
1908. RUSS (E.-A.-L.). — Die postembryonale Entwicklung des Darmcanals bei den Trichopteren (*Anabolia laevis* Zett.), *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. XXV.
1908. SAMSON (KATH). — Ueber das Verhalten der Vasa Malpighii und die excretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von *Heterogenen limacodes* Hufn, *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. XXVI.
1899. TERRE (L.). — Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogénèse du tissu musculaire chez l'Abeille, *C. R. Soc. Biol.*
1900. — Sur l'histolyse musculaire des Hyménoptères, *C. R. Soc. Biol.*
1903. TOWER (W.-L.). — The origin and development of the wings of Coleoptera, *Zool. Jahrbüch. Anat.*, Bd. XVII.
1906. — Observations on the changes in the hypodermis and cuticula of Coleoptera a during ecdysis, *Biol. Bull. Woods Holl.*, Vol. X.
1906. VALÉRY MAYET. — La Galéruque de l'Orme, *Progrès agricole et viticole de Montpellier*.
1902. VANEY (C.). — Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères, *Ann. Université de Lyon*, (2), 1. Sc., fasc. 9.
1905. VERNON (A.). — Zur Entwicklung des Verdauungskanal bei *Bombyx mori*, *Zeits. f. w. Zool.*, Bd. LXXXII.
1907. WEISSENBERG (R.). — Ueber die Onocyten von *Torymus nigricornis* BOH. mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose, *Zool. Jahrb. Anat.*, Bd. XXIII.
1886. WIELOWIEJSKI (H. R. v.). — Ueber das Blutgewebe der Insecten, *Zeit. f. w. Zool.*, Bd. XLIII.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOLOGIE. — LES TERRAINS NÉOGÈNES DU BORDELAIS.

BOTANIQUE. — LES ZOOCÉCIDIES DES ORMES.

VU ET APPROUVÉ,

Paris, le 25 février 1910.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
PAUL APPELL.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
L. LIARD.

